

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID
FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS



TESIS DOCTORAL

**Nuevos anfibios del Neógeno y Cuaternario de Europa :
origen, desarrollo y relaciones de la Batracofauna española**

MEMORIA PARA OPTAR AL GRADO DE DOCTOR
PRESENTADA POR

Francisco de Borja Sanchíz y Gil de Avalle

DIRECTOR:

Emiliano Aguirre

Madrid, 2015

NUEVOS ANFIBIOS DEL NEOGENO Y CUATERNARIO DE EUROPA.
ORIGEN, DESARROLLO Y RELACIONES DE LA BATRACOFAUNA ESPAÑOLA.

Trabajo presentado para la obtención
del título de Doctor en Ciencias Bio-
lógicas por la Universidad Complutense
de Madrid por

Francisco de Borja SANCHÍZ Y GIL DE AVALLE.

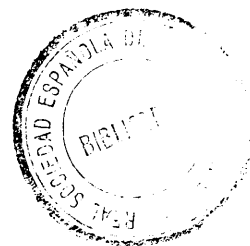
Memoria dirigida por
el Dr. E. AGUIRRE ENRÍQUEZ

Madrid, Mayo de 1977.

Jefe de la Sección de Paleontología de Vertebrados y Humana, Inst. "Lucas Mallada" (C.S.I.C.).

NUEVOS ANFIBIOS DEL NEÓGENO Y CUATERNARIO DE EUROPA.
ORIGEN, DESARROLLO Y RELACIONES DE LA BATRACOFAUNA ESPAÑOLA.

- I Introducción.
- II Materiales y métodos.
- III Yacimientos.
- IV Familia Discoglossidae.
- V Familia Palaeobatrachidae.
- VI Familia Pelobatidae.
- VII Familia Pelodytidae.
- VIII Familia Ranidae.
- IX Familia Bufonidae.
- X Familia Hylidae.
- XI Familia Salamandridae.
- XII Batracofauna del Pleistoceno cantábrico.
- XIII Evolución de la batracofauna europea.
- XIV Resumen y conclusiones.



Apéndice 1- Formas de atribución incierta.

Apéndice 2- Material osteológico actual examinado.

Bibliografía.

Láminas.

INDICE GENERAL.

Este trabajo está distribuido en tres tomos de texto, a los que se añade una carpeta de láminas fotográficas.

CAPITULO I.- INTRODUCCIÓN. 11

- 1- Límites y áreas de este trabajo. 12
- 2- Interés y objetivos. 14
- 3- División del trabajo. 16
- Agradecimientos. 18

CAPITULO II.- MATERIALES Y MÉTODOS. 21

- 1- Tipos de fosilización. 22
- 2- Técnicas de extracción. 23
- 3- Técnicas de preparación. 23
- 4- Dificultades especiales derivadas de la forma de conservación del material. 24
- 5- Dificultades especiales derivadas de la edad de los restos. 25
- 6- El material actual de comparación. 25
- 7- Material español no examinado. 26
- 8- Abreviaturas de colecciones. 27
- 9- Contexto taxonómico y criterios. 27
- 10- Tipología sistemática. 30
- 11- Nomenclatura anatómica. 37
- 12- Medidas. 43
- 13- Simbología estadística. 47
- 14- Abreviaturas taxonómicas. 48

CAPITULO III.- YACIMIENTOS. 49

- 1- Edades de los yacimientos. 50
- 2- Generalidades y faunas no batracológicas de los yacimientos hispánicos. 54
- 3- Yacimientos terciarios españoles. Faunas batracológicas. 55

4- Yacimientos españoles del Pleistoceno medio. Faunas batracológicas.	67
5- Yacimientos españoles del Pleistoceno superior y Holoceno. Faunas batracológicas.	70
6- Yacimientos no hispanos.	73
7- Tipificación de las asociaciones de anfibios.	77
 <u>CAPITULO IV.- FAMILIA DISCOGLOSSIDAE.</u>	 80
1- Introducción.	81
2- Los discoglósidos vivientes.	83
2.1- Diagnósis osteológica de la familia.	83
2.2- Formas vivientes.	85
2.3- Osteología comparada de los géneros actuales.	87
2.4- Variabilidad osteológica de <u>Discoglossus pictus</u> .	98
2.4.1- Introducción, objetivos y necesidad de este estudio.	99
2.4.2- Materiales y métodos.	102
2.4.3- Descripción de los resultados.	106
2.4.4- Conclusiones sobre la variabilidad y diferencias interpopulacionales.	172
3- Formas fósiles descritas.	187
3.1- Mesozoico.	187
3.2- Cenozoico.	191
3.3- Cuaternario.	215
4- Análisis de yacimientos no hispanos.	217
4.1- El género <u>Discoglossus</u> en el Oligoceno.	219
4.2- El Neógeno francés.	231
4.3- Oschiri (Cerdeña).	234
4.4- El Neógeno griego.	251
4.5- Pleistoceno.	266
5- Los discoglósidos del Neógeno español.	269
5.1- Navarrete del Rio (Teruel).	269
5.2- Can Llobateres (Barcelona).	273
5.3- Masía del Barbo II (Teruel).	276

5.4-	El Arquillo II (Teruel).	284
5.5-	Varios: Escobosa de Calatañazor O (So ria). Salobreña (Granada).	288 288
6-	Discoglósidos del Pleistoceno español.	290
6.1-	Atapuerca (Burgos).	290
6.2-	Arganda (Madrid),	291
6.3-	Cueva de las Hienas (Asturias).	293
6.4-	Pleistoceno balear.	299
6.5-	Cueva de los Huesos (Asturias).	316
7-	Taxonomía, filogenia y biogeografía de los discoglósidos.	318
7.1-	Taxonomía.	318
7.1.1-	Síntesis de morfoclines.	318
7.1.2-	Resultados. Análisis fenético. Análisis cladístico.	328 334
7.1.3-	Taxonomía supragenérica propues ta.	339
	.1- Unidad familiar.	339
	.2- Subfamilias.	340
	.3- Tribus de Discoglossinae.	341
	.4- Tribus de Bombininae.	342
7.1.4-	Taxonomía intragenérica.	343
7.1.5-	Tamaños.	346
7.2-	Filogenia.	350
7.3-	Biogeografía.	354
7.3.1-	Orígenes familiares y subfami liares.	354
7.3.2-	Patrones biogeográficos del Me sozoico terminal y Terciario.	355
7.3.3-	Orígenes y biogeografía de los discoglósidos ibéricos actuales.	359
Adenda		362
<u>CAPITULO V.- FAMILIA PALAEOBATRACHIDAE.</u>		364
<u>CAPITULO VI.- FAMILIA PELOBATIDAE.</u>		369
1-	Introducción. Diagnósis familiar.	370
2-	Variabilidad osteológica de <u>Pelobates cultripes</u> .	371
2.1-	Materiales y métodos.	372
2.2-	Descripción de los resultados.	372
3-	Formas fósiles descritas.	395
3.1-	Asia.	395

3.2- Norteamérica.	396
3.3- Europa.	396
4- Análisis de yacimientos no hispanos.	409
4.1- Sandelzhausen (Alemania).	409
4.2- Ano Metochi 2 (Grecia).	410
4.3- Spilia 3 (Grecia).	410
4.4- Pili B (Córcega).	413
5- Pelobátidos fósiles de España.	416
5.1- Aljezar G (Teruel).	416
5.2- Arganda (Madrid).	417
6- Taxonomía, filogenia y biogeografía.	420
6.1- Taxonomía y filogenia.	420
6.2- Biogeografía.	422

CAPITULO VII.- FAMILIA PELODYTIDAE. 426

1- Introducción.	427
2- Diagnósis osteológica familiar.	427
3- Formas vivientes.	430
4- Formas fósiles descritas.	430
4.1- Fósiles terciarios.	430
4.2- Fósiles pleistocénicos.	434
5- Formas fósiles inéditas no españolas.	435
6- Pelodítidos del terciario español.	436
6.1- Navarrete del Rio (Teruel).	436
6.2- Escobosa de Calatañazor (Soria).	438
6.3- Masada del Valle 5 (Teruel).	458
6.4- Aljezar G (Teruel).	458
6.5- Los Mansuetos (Teruel).	459
6.6- Sarrión-Cerro de los Espejos (Teruel).	460
7- Taxonomía, filogenia y biogeografía.	462
7.1- Taxonomía.	462
7.1.1- Características osteológicas de <u>Pelodytes punctatus</u> .	462
7.1.2- Proporciones corporales de los pelodítidos.	464
7.1.3- Justificación del rango familiar.	470
7.1.4- Taxonomía intrafamiliar.	472

7.2- Filogenia.	473
7.3- Biogeografía.	473

CAPITULO VIII.- FAMILIA RANIDAE. 475

1- Introducción y diagnosis familiar.	476
2- Formas fósiles descritas.	478
2.1- Norteamérica.	478
2.2- Africa.	478
2.3- Asia.	479
2.4- Europa.	479
.1- Eoceno.	479
.2- Oligoceno.	479
.3- Supuestos taxones extintos descritos en el Neógeno.	480
.4- Registros neógenos de especies vivientes.	482
.5- El registro pleistocénico.	482
.6- Otros supuestos ránidos.	483
3- Rasgos osteológicos de utilidad en la interpretación del registro fósil.	484
4- Análisis de yacimientos no hispanos.	491
4.1- Lefhon I (Grecia).	491
4.2- Ano Metochi 2 (Grecia).	491
4.3- Ano Metochi 3 (Grecia).	492
4.4- Spilia 3 (Grecia).	493
4.5- Kreta-sitia II (Creta).	493
4.6- Laghada B (Isla de Kos, Grecia).	494
4.7- Kaiafa (Grecia).	494
4.8- Pili B (Córcega).	495
4.9- Tegelen (Holanda).	495
5- Ránidos del Neógeno español.	497
A- Restos desarticulados.	497
5.1- Navarrete del Rio (Teruel).	
5.2- Rubielos de Mora II (Teruel).	
5.3- Buñol (Valencia)	
5.4- Manchones (Zaragoza).	
5.5- Masía del Barbo II (Teruel).	
5.6- Aspe (Alicante).	
5.7- Vivero de Pinos (Teruel).	
5.8- Los Aguanaces (Teruel).	
5.9- Rambla de Valdecebro VI (Teruel).	
5.10- Peralejos (Teruel).	
5.11- Los Mansuetos (Teruel).	
5.12- Cueva de las 3 Puertas (Teruel).	

- 5.13- Concud-Cerro de la Garita (Teruel).
- 5.14- Concud III (Teruel).
- 5.15- Concud B (Teruel).
- 5.16- Santa Bárbara I (Teruel).
- 5.17- Aljezar B (Teruel).
- 5.18- Aljezar G (Teruel).
- 5.19- Crevillente IV (Teruel).
- 5.20- El Arquillo I (Teruel).
- 5.21- Rambla de Valdecebro 0 (Teruel).
- 5.22- Rambla de Valdecebro III (Teruel).
- 5.23- Masada del Valle 7 (Teruel).
- 5.24- Gorafe I (Granada).
- 5.25- El Arquillo II (Teruel).
- 5.26- Sarrión-Cerro de los Espejos (Teruel).

B- Restos articulados. 515

- 5.27- Libros (Teruel).
- 5.28- Aljezar A (Teruel).

6- Ránidos del Pleistoceno español. 535

- 6.1- Arganda (Madrid).
- 6.2- La Unión (Murcia).
- 6.3- Atapuerca (Burgos).
- 6.4- Cueva de las Hienas (Asturias).
- 6.5- Rincón de la Victoria (Málaga).

7- Taxonomía, filogenia y biogeografía. 539

- 7.1- Taxonomía y filogenia. 539
- 7.2- Biogeografía. 540

CAPITULO IX.- FAMILIA BUFONIDAE. 542

1- Introducción. 543

2- Formas vivientes. 543

2.1- Diagnósis familiar. 543

2.2- Diferenciación osteológica de los bufónidos europeos. 545

3- Formas fósiles descritas. 551

3.1- Sudamérica. 551

3.2- Norteamérica. 551

3.3- Africa. 552

3.4- Europa. 552

.1- Paleógeno. 552

.2- Neógeno. 554

.3- Pleistoceno. 554

3.5- Asia. 555

4- Análisis de yacimientos no hispanos. 556

a- Yacimientos terciarios.	556
4.1- Ano Metochi 3 (Grecia).	
4.2- Spilia 3 (Grecia).	
4.3- Csarnotá (Hungría).	
b- Yacimientos pleistocénicos.	558
4.4- Kaiafa (Grecia).	
4.5- Varkiza I (Grecia).	
4.6- Varkiza II (Grecia).	
4.7- Tourkobounia. (Grecia).	
4.8- Ghardalam (Malta).	
4.9- Kaap Pyla (Chipre).	
4.10- Pili B (Córcega).	
5- Bufónidos del Terciario español.	565
5.1- Buñol (Valencia).	
5.2- Valdemoros III B (Zaragoza).	
5.3- Manchones (Zaragoza).	
5.4- Escobosa de Calatañazor (Soria).	
5.5- Masada del Valle 2 (Teruel).	
5.6- Los Aguanaces (Teruel).	
5.7- Vivero de Pinos (Teruel).	
5.8- Rambla de Valdecebro IV o VI (Te ruel).	
5.9- Concud-Cerro de la Garita (Teruel).	
5.10- Los Mansuetos (Teruel).	
5.11- Santa Bárbara I (Teruel).	
5.12- Los Mansuetos-Arriba (Teruel).	
5.13- Aljezar G (Teruel).	
5.14- Aljezar B (Teruel).	
5.15- Sarrión-Cerro de los Espejos (Te ruel).	
5.16- Córdoba 2 (Córdoba).	
5.17- Layna (Soria).	
6- Bufónidos del Pleistoceno español.	595
a- Pleistoceno medio.	595
6.1- Atapuerca (Burgos).	
6.2- Arganda (Madrid).	
6.3- La Unión I (Murcia).	
6.4- La Unión II (Murcia).	
6.5- La Unión III (Murcia).	
6.6- Ambrona (Soria).	
6.7- El Higuerón (Málaga).	
6.8- Las Yedras (Granada).	
b- Pleistoceno superior.	603
6.9- Cueva Muleta (Mallorca).	
6.10- Pedraza (Soria).	
6.11- Cueva de las Hienas (Asturias).	
7- Taxonomía, filogenia y biogeografía.	611
7.1- Taxonomía.	611
7.2- Filogenia.	613
7.3- Biogeografía.	613

<u>CAPITULO X.- FAMILIA HYLIDAE.</u>	618
1- Introducción.	619
2- Los hílidos vivientes.	619
2.1- Diagnósis osteológica familiar.	619
2.2- Variabilidad osteológica de los hílidos europeos.	621
3- Formas fósiles descritas.	623
3.1- Sudamérica.	623
3.2- Norteamérica.	623
3.3- Europa.	623
.1- Supuestos restos eocenos.	
.2- Supuestos restos oligocenos.	
.3- El problema de <u>Hyla europaea</u> .	
.4- Restos pliocenos y pleistocenos.	
4- Análisis de yacimientos no hispanos.	626
4.1- Ano Metochi 2 (Grecia).	
4.2- Ano Metochi 3 (Grecia).	
4.3- Spilia 3 (Grecia).	
4.4- Kaiafa (Grecia).	
5- Análisis de yacimientos hispanos.	629
5.1- Arganda (Madrid).	
6- Biogeografía.	630
 <u>CAPITULO XI.- FAMILIA SALAMANDRIDAE.</u>	 634
1- Introducción.	635
1.1- Familias del Orden Caudata.	635
1.2- El Orden Caudata en Europa.	636
2- Osteología de las formas actuales.	638
2.1- Agrupación supragenérica de las formas actuales.	638
2.2- Osteología vertebral del grupo I.	639
2.3- Osteología vertebral del grupo II.	642
2.4- Osteología vertebral del grupo III.	653
3- Formas fósiles descritas.	655
3.1- Africa.	655
3.2- Asia.	655
3.3- Norteamérica.	655
3.4- Europa.	656

3.4.1-	Proteidae.	656
3.4.2-	Prosirenidae.	657
3.4.3-	Cryptobranchidae.	657
3.4.4-	Hynobiidae.	657
3.4.5-	Ambystomatidae.	657
3.4.6-	Plethodontidae.	658
3.4.7-	Amphiumidae.	659
3.4.8-	Salamandridae.	659
	- Grupo I.	659
	- Grupo II.	667
	- Grupo III.	670
	- Registro fósil del Pleistoceno.	679
4-	Análisis de yacimientos no hispanos.	681
4.1-	Gaimersheim (Alemania).	
4.2-	Oschiri (Cerdeña).	
4.3-	Sandelzhausen (Alemania).	
4.4-	Pikermi 4 (Grecia).	
4.5-	Ano Metochi 2 (Grecia).	
4.6-	Kaiafa (Grecia).	
4.7-	Algunas malformaciones y restos pa tológicos vertebrales.	
5-	Salamándridos del Neógeno y Cuaternario español.	689
5.1-	Cetina de Aragón (Zaragoza).	
5.2-	Navarrete del Rio (Teruel).	
5.3-	Rubielos de Mora II (Teruel).	
5.4-	Ribesalbes (Castellón).	
5.5-	Las Planas IV A (Zaragoza).	
5.6-	Escobosa de Calatañazor (Soria).	
5.7-	Rambla de Valdecebro III (Teruel).	
5.8-	Libros (Teruel).	
5.9-	El Arquillo II (Teruel).	
5.10-	Sarrión-Cerro de los Espejos (Te ruel).	
5.11-	Cueva de las Hienas (Asturias).	
5.12-	Cueva Oscura (Asturias).	
5.13-	Cueva de los Huesos (Asturias).	
6-	Taxonomía, filogenia y biogeografía.	727
6.1-	Taxonomía y filogenia.	727
6.2-	Biogeografía.	730

CAPITULO XII.- BATRACOFAUNA DEL PLEISTOCENO TER-
MINAL CANTÁBRICO.

734

1-	Introducción.	735
2-	Fauna batracológica actual del área.	737
3-	Datos espacio-temporales de los yacimien tos.	739

4- Análisis de yacimientos.	741
4.1- Cueva de la Paloma.	741
4.2- Cova Rosa.	748
4.3- Cueto de la Mina.	753
4.4- Cueva Chufín.	754
5- Discusión y conclusiones.	755
5.1- Especies presentes y cambios faunísticos.	755
5.2- Procedencia de los restos.	757
5.3- Comparación con la fauna de otras regiones.	758

CAPITULO XIII.- EVOLUCIÓN DE LA BATRACOFUNA

EUROPEA.

	759
1- Introducción	760
2- El substrato faunístico pre-terciario.	760
3- Batracofaunas del Paleoceno y Eoceno.	761
4- Batracofaunas del Oligoceno.	764
5- Batracofaunas del Mioceno.	765
6- Batracofaunas pliocenas y cuaternarias.	767
7- Algunos eventos paleogeográficos.	769
8- Status biogeográfico de la batracofauna europea.	771
9- Evidencias de regionalización intra-europea.	774
10- Sobre el endemismo de la batracofauna ibérica actual	778
11- Conclusión	779

CAPITULO XIV.- RESUMEN Y CONCLUSIONES.

780

<u>Apéndice 1.-</u> Restos de atribución familiar dudosa	791
----------------------------------------------------------	-----

<u>Apéndice 2.-</u> Material osteológico actual de comparación.	799
-----------------------------------------------------------------	-----

<u>BIBLIOGRAFÍA.</u>	803
----------------------	-----

<u>EXPLICACIÓN DE LAS LÁMINAS FOTOGRÁFICAS.</u>	844
-------------------------------------------------	-----

CAPITULO I.
INTRODUCCIÓN.

INTRODUCCIÓN.

La Paleontología, aún cuando en ocasiones sea utilizada como auxiliar en otras disciplinas como la Geología o la Arqueología, es fundamentalmente una ciencia biológica. En este sentido, el trabajo que aquí presentamos está claramente encuadrado dentro de la Herpetología, y constituye por su fuente primordial de datos un estudio paleontológico. Con él se pretende aportar y evaluar la información, que derivada del estudio de los fósiles, permita contribuir a la clarificación de la historia evolutiva y de los cambios faunísticos de los anfibios de Europa durante el Terciario y Cuaternario.

Si bien existen otros métodos, algunos muy elaborados y prometedores, que permiten realizar inferencias evolutivas basándose exclusivamente en los seres actuales, el testimonio de los documentos fósiles es aún hoy de primordial importancia para el esclarecimiento de filogenias, y prácticamente el único conocido para determinar y datar los sucesivos reemplazos en una zona.

Con todo, muchos problemas filogenéticos planteados en este trabajo deben ser atacados de forma multidisciplinar, a fin de utilizar la mayor cantidad posible de datos no redundantes pertinentes a su resolución. Es sin embargo en la parte paleontológica en la que hemos centrado este estudio, con la esperanza de que una evaluación prudente y consistente del registro fósil contribuya de forma eficaz a que, en unión con otras disciplinas, se logre una mejor comprensión de la historia evolutiva de estos animales.

.1- Límites y áreas de este trabajo.

Cuando se planeó esta investigación, se decidió imponer a la misma dos límites muy amplios: uno de orden taxonómico, por el que se estudiarían sólo miembros de la Subclase Lissamphibia, y otro de índole geográfica, por el que se reduciría

al material español. Ambos límites se basaron en una estimación a priori del volumen probable de datos que sería necesario analizar, así como del tiempo óptimo con que se contaba para su realización.

Si bien el primer límite se ha mantenido invariable, no ha sucedido lo mismo con el segundo, pues como veremos no resulta posible una adecuada comparación de la batracofauna ibérica con la de las regiones vecinas, si se toma esta última a partir únicamente de la literatura. A fin de proveer los datos necesarios de comparación, con una mínima base realista, ha sido preciso extender el área de estudio. Sin embargo, si bien el material español conocido hasta la fecha es descrito de forma exhaustiva, y por tanto los datos extraídos son en ocasiones hasta redundantes en la información que ofrecen, el material examinado del resto de Europa se ha reducido al mínimo indispensable hasta obtener una base comparativa fiel, centrándonos especialmente en las regiones menos exploradas paleontológicamente, como Grecia e islas del Mediterráneo.

La información filogenética y biogeográfica que aquí se pretende extraer del testimonio fósil, no deriva en nuestra opinión de éstos de forma inmediata, sino que sólo puede conseguirse a la luz de la fauna actual. Este principio es de cumplimiento inexcusable, si el grupo objeto de estudio, como en nuestro caso, pervive en la actualidad con formas idénticas o muy cercanas. Una investigación histórica de índole filogenética, y más aún biogeográfica, debe basarse en una taxonomía consistente, pues de lo contrario sus resultados serían sólo un mero castillo de naipes sin base real.

El logro, como peldaño preliminar, de una taxonomía realista que integre formas vivientes y fósiles, no es tarea fácil, y es en muchos casos ingrata, aunque no por ello menos necesaria. Su realización exige una investigación crítica exhaustiva de los caracteres taxonómicos óseos y de su variabilidad, así como su integración mediante una metodología lo más objetiva posible.

Muchos datos de variabilidad ósea y anatomía comparada, considerados por nosotros como absolutamente indispensable para la interpretación realista del registro fósil, no habían sido determinados con suficiente exactitud en la fauna viviente, y así ha sido necesario emprender extensas investigaciones de orden puramente "neontológico". No debe extrañar por tanto que una parte muy considerable de este estudio esté ocupado por este campo de trabajo, que constituye a todas luces una infraestructura necesaria.

La integración de caracteres, hasta lograr una taxonomía que sea reflejo de la filogenia, ha sido tradicionalmente realizada en nuestro país mediante metodologías muy subjetivas. Por fortuna, las corrientes actuales de la Taxonomía proporcionan al investigador métodos más objetivos, y por ello de validez teórica superior a los clásicos. A este respecto, en los casos en que ha sido necesario realizar una tal ordenación preliminar, se han utilizado estos métodos de agrupación, que constituyen en buena parte una novedad para la Paleontología española.

.2- Interés y objetivos.

Un estudio monográfico de los anfibios fósiles de España no había sido intentado nunca, y con su realización pretendemos llenar el vacío existente para una zona geográficamente clave, como es la península Ibérica con respecto a Europa.

Por causas en las que no entraremos, los estudiosos de la Zoología y Biogeografía actual se sirven en muy poca medida de los datos derivados de los fósiles. Es interés prioritario de este trabajo mostrar que la Paleontología puede y debe contribuir con sus datos peculiares a la creación de modelos explicativos, filogenéticos y biogeográficos, en unión con otras disciplinas, y aún en los niveles taxonómicos intrafamiliares.

Los estudios monográficos sobre anfibios fósiles de un área concreta son escasos. Prácticamente la única obra de extensión parecida, y basada asimismo en hallazgos inéditos, es

la excelente monografía de ŠPINAR (1972) sobre los anuros del terciario de Checoslovaquia. KUHN (1971) compila un catálogo de los anfibios fósiles descritos en el Terciario y Cuaternario alemán, aunque no aporta revisión ni nueva interpretación.

Los objetivos que pretendemos pueden desglosarse como sigue:

1- Revisión del material citado en España. La presencia de anfibios fósiles había sido citada en menos de una docena de localidades españolas, y salvo los yacimientos de Libros (Teruel) y Santa María de Meyá (Lérida), nunca se había pretendido una evaluación de los mismos.

2- Prospección y estudio de nuevos yacimientos. Cabía esperar, como así ha sido, que los ricos yacimientos de micromamíferos del Neógeno español dieran asimismo restos de batracios. A los pocos yacimientos del párrafo anterior se añaden ahora los 70 analizados en este trabajo.

3- Revisión y descripción de nuevos yacimientos no españoles. La justificación de este área de trabajo ha sido ya comentada.

4- Aporte de datos sistemáticos y filogenéticos. Evaluación del aporte que el nuevo material, así como la revisión, proporciona a la sistemática y filogenia de los diversos grupos taxonómicos. En la mayoría de los casos el contexto derivado de la bibliografía es confuso, y en ocasiones caótico. En estos casos se pretende, utilizando al máximo fuentes directas, y minimizando el principio de autoridad del consenso general, establecer el grado de fiabilidad de los diferentes modelos de interpretación. Especial énfasis se pone en la determinación del origen y de las líneas filogenéticas de los géneros y especies que forman la fauna batracológica actual.

5- Asociaciones presentes en los yacimientos. El estudio de asociaciones proporciona datos de orden paleoecológico y

tafocenótico para los respectivos yacimientos, y permite asimismo la determinación taxonómica, con las oportunas reservas, de elementos esqueléticos carentes en si mismos de criterios de asignación inequívoca, pero que son necesarios para una comprensión más completa del animal.

6- Determinación de datos de índole biogeográfica, datación de migraciones, y análisis de su utilidad biostratigráfica.

.3- División del trabajo.

Este trabajo lo hemos dividido en 14 capítulos, que aparte del introductorio, son:

II- Materiales y métodos: Introducción al material empleado; técnicas de extracción y preparación; tipos de fosilización y principales fuentes de dificultad encontradas en su estudio. Se incluye una lista de material español no examinado. Esta sección metodológica incluye una breve presentación y discusión de los distintos tipos de sistemática actual, de su "filosofía" subyacente, y de su aplicación al registro fósil. Se presenta asimismo la nomenclatura anatómica utilizada, así como las abreviaturas estadísticas y museísticas.

III- Yacimientos: Lista de los yacimientos españoles estudiados, con sus tipos, edades, faunas batracológicas, y referencias al resto de la fauna.

IV al XI- Por unidades familiares, cada capítulo responde a un mismo plan estructural: diagnosis familiar, formas vivientes, variabilidad y elección de caracteres taxonómicos, formas fósiles descritas y su validez, descripción de restos no españoles inéditos, faunas ibéricas y conclusiones.

XII- Batracofaunas del Pleistoceno superior cantábrico: Las especiales características de estas faunas, con interés arqueológico, aconsejan su tratamiento por separado, y la comparación conjunta de sus faunas globales por niveles de indus-

tria. Los yacimientos de la misma región y edad, pero no asociados con niveles de industria humana, se tratarán sin embargo en los capítulos IV al XI.

XIII- Evolución de la batracofauna ibérica, en comparación con los conjuntos europeos y norteafricanos, con determinación del origen biogeográfico de cada una de sus unidades.

XIV- Conclusiones.

Siguen a estos capítulos varios apéndices, bibliografía y láminas fotográficas.

AGRADECIMIENTOS.

Este trabajo ha sido posible gracias a gran número de personas, a las que agradecemos profundamente su ayuda.

En primer lugar a los Drs. E. AGUIRRE (Madrid) y R. ESTES (San Diego, EE.UU.), directores de este estudio, quienes nos han prestado de innumerables maneras una inapreciable colaboración.

El Dr. B. MELENDEZ, ponente de esta tesis, y todo el personal del Departamento de Paleontología de la Universidad Complutense, así como nuestros compañeros del Inst. "Lucas Mallada" (CSIC, Madrid) y Department of Zoology (SDSU, San Diego), que nos han ayudado de varias formas a lo largo de este trabajo.

Numerosas personas nos han permitido el estudio de los restos inéditos de sus colecciones, gentileza que merece nuestra máxima gratitud, máxime cuando en alguna ocasión no ha sido así. Agradecemos pues muy profundamente en especial al Hno. R. ADROVER (Pont d'Inca) y al Dr. H. DE BRUIJN (Utrecht), cuyas colecciones forman la mayor parte de este estudio, y con quienes además hemos mantenido fructíferas discusiones.

De igual forma, agradecemos a los Drs. J. ALTUNA (San Sebastián), F. BERNÁLDO DE QUIRÓS y M.V. CABRERA (Madrid), A. CHARIG (Londres), R. ETHERIDGE (San Diego), R. HOFFSTETTER (Pa^rís), F. JORDÁ (Salamanca), A. MACCAGNO y J. LEUCI (Nápoles), P. MEIN (Lyon), E. ORTIZ (Madrid), J. QUINTERO (Madrid), J. F. DE VILLALTA (Barcelona), W. WALDREN (Deyá), P. WELLNHOFER (Munich), R. WILLIAMS (Cambridge, EE.UU.) y R. ZWEIFFEL (Nueva York), por su préstamo de material y/o acceso a las colecciones a su cargo, así como su hospitalidad y consejos en nuestros diversos desplazamientos.

De la misma forma hemos de agradecer que diversos coleccionistas privados pusieran su material a nuestra disposición. Entre ellos especialmente a S. FERNÁNDEZ LÓPEZ (Valencia), así

como a J. AYARZAGUENA (Madrid), Fr. A. COYNE (Onda), Hno. LEÓN (Paterna), A. MASRIERA (Barcelona), P. MENENDEZ DE LUARCA (Madrid), M. DÁVILA (Madrid) y A. RUIZ BUSTOS (Granada).

Un material muy importante es el procedente de egagrópi-las, base de nuestros estudios de variabilidad. A este respec-to agradecemos especialmente al Dr. J.M. REY (Madrid), sus préstamos y donaciones de estos restos, así como por sus con-tinuas orientaciones y consejos. C.M. HERRERA (Sevilla) nos ha proporcionado también material de este tipo.

Nuestros compañeros M. HOYOS y N. LÓPEZ (Madrid), con los que hemos discutido múltiples aspectos de este trabajo, nos han autorizado a incluir diversos datos inéditos de estudios por ellos en preparación. De igual forma M.A. QUEROL, M. SAN-TONJA y T. TORRES nos han proporcionado material y datos inéditos de excavaciones recientes. Hemos mantenido también a es-te respecto una fructífera comunicación epistolar con los Drs. Z.V. ŠPINAR (Praga) y T. CAVENDER (Ohio).

Agradecemos también la colaboración de J.M. HONTORIA (Inst. "Lucas Mallada") por la realización de las fotografías, así co-mo a J.L. CABRERA (Madrid) por la magnífica portada de esta te-sis, y a P. GUTIERREZ DEL SOLAR y B. GÓMEZ ALONSO por su cola-boración en las labores de restauración.

T. CHAPA nos ha ayudado de innumerables formas a lo largo de este trabajo, colaborando en especial en las tediosas labo-res de recopilación bibliográfica.

Este trabajo ha sido posible gracias a una beca del Plan de Formación de Personal Investigador en el Inst. "Lucas Malla-da", Madrid, y a una beca del Programa de Cooperación Cultural entre España y los EE.UU. de América en la San Diego State Uni-versity (San Diego, EE.UU.).

Añadamos por último que nos hemos visto obligados a rea-

lizar personalmente todos los aspectos mecánicos de presentación de este trabajo, como la mecanografía y los dibujos. No siendo profesionales de ninguna de estas actividades, rogamos disculpen los muchos errores cometidos.

CAPITULO II.
MATERIALES Y MÉTODOS.

1- Tipos de fosilización.

Los materiales estudiados en este trabajo se presentan bajo una gama muy diversa de tipos de fosilización. Con fines meramente expositivos, podemos agruparlos de acuerdo al esquema siguiente:

1- Restos articulados y bidimensionales.

Estos fósiles se presentan en lajas (esquistos, calizas, etc.), y normalmente en articulación anatómica. Al ser abiertas las lajas, el esqueleto suele fragmentarse según un plano transversal, por lo que casi ningún hueso puede ser estudiado en las tres dimensiones. Como ejemplos podemos citar los yacimientos de Libros (Teruel), Elche de la Sierra (Albacete) o Ribesalbes (Castellón).

2- Restos desarticulados y tridimensionales.

Se presentan como elementos o fragmentos esqueléticos sueltos, y sin conexión anatómica con otros. Son susceptibles de estudio tridimensional. Constituyen el grupo más numeroso y provienen generalmente de depósitos margosos de origen lacustre, fluvio-lacustre etc., o bien de rellenos de fisuras kársticas. Ejemplos del primer caso serían Los Mansuetos (Teruel) o Buñol (Valencia), y del segundo Sarrión-Cerro de los Espejos (Teruel) o Layna (Soria).

Esta tipología no es totalmente constante, y aunque raras, se presentan algunas excepciones. Así por ejemplo, en Rubielos de Mora II (Teruel) se encuentran restos del grupo 1- con desarticulación parcial, probablemente al haber sido enterrados tras un periodo inicial de descomposición, tal como hemos visto sucede en condiciones actuales (observaciones personales en la laguna de Ontígola, Madrid). De igual forma, miembros del grupo 2- pueden aparecer en articulación, bien por tratarse de una deposición in situ sin transporte (ej. Arganda, Madrid), o bien por cementación rápida en una fisura

kárstica (ej. La Grive, Francia).

2- Técnicas de extracción.

Las técnicas de extracción varían según los tipos de fosilización antes indicados.

Dentro del primer grupo, el hallazgo se realiza de forma totalmente fortuita, al ir abriendo lajas de las capas más prometedoras.

En el segundo grupo, los fósiles se extraen de la matriz mediante la técnica del lavado y tamizado, con lo que se obtiene un residuo enriquecido compuesto fundamentalmente de fósiles y arena, los cuales se separan en el laboratorio. En el caso de los rellenos de fisuras, en general muy cementados, es preciso disgregar previamente la matriz con productos químicos tales como los ácidos acético o fórmico muy diluidos, siendo en ocasiones útil el H_2O_2 . Estas técnicas, usadas en gran escala en la recolección de micromamíferos, han sido suficientemente divulgadas por esos especialistas, por lo que no nos es necesario entrar en sus pormenores.

Los restos de anfibios constituyen una fracción minoritaria, si bien omnipresente, en las recolecciones encaminadas a la obtención de micromamíferos. Por ello, y al haber sido excavado nuestro país con notable intensidad para este fin, hemos aprovechado esas colecciones, no habiéndonos sido necesario emprender excavaciones propias de este tipo, cuya rentabilidad a nuestros fines sería muy dudosa.

3- Técnicas de preparación.

Como veremos en apartados posteriores, la existencia de los dos grandes tipos de fosilización antes indicados plantea problemas taxonómicos muy graves. A fin de paliarlos en lo posible, es preciso someter a los restos del primer grupo a una cuidadosa preparación, tendente a permitir una mínima base de comparación con los del grupo segundo.

La remoción cuidadosa de la matriz en el laboratorio permite disponer para su estudio de la mitad dorsal o ventral del resto articulado. En ocasiones, la inclusión del lado visible en resinas sintéticas transparentes permite la limpieza del lado opuesto, y tras su posterior inclusión se obtiene un resto articulado estudiable tridimensionalmente, tal como ha demostrado SEIFFERT (1972) sobre material de Santa María de Meyá (Lérida). Si el ejemplar está ya fragmentado, es en ocasiones mucho más informativo el remover las esquirlas óseas, mecánica o químicamente, y realizar un molde en plástico***. Esta última técnica la hemos empleado en el tratamiento de Ribesalbes (Castellón).

Todos estos restos, y en especial los procedentes de las fisuras kársticas por su particular fragilidad derivada del método de extracción, deben ser consolidados. En este trabajo todo el material ha sido consolidado con "Bedacryl 155-S" disuelto al 15 % en xileno en el Laboratorio de conservación de la Sección de Paleontología de Vertebrados y Humana del Inst. "Lucas Mallada" del C.S.I.C.

4- Dificultades especiales derivadas de la forma de conservación del material.

Según vamos a tener ocasión de comprobar reiteradamente a lo largo de este trabajo, la existencia de dos tipos básicos de conservación de anfibios fósiles plantea áridos problemas de interpretación. ¿Como es posible comparar a partir de la literatura por ejemplo un taxón descrito con base a caracteres como "8 vértebras presacras" o "fórmula falangeal 2.2.3.3.", con otro basado en "cotilos del atlas confluentes"? El que se hayan descrito nuevas especies basadas en uno u otro tipo de fósiles, simplemente ignorando este problema, ha con-

*** Negativo en silicona ("siliconet-101") y positivo en resinas de poliéster.

tribuido en gran manera al confusionismo actual, según discutiremos más adelante.

5- Dificultades especiales derivadas
de la edad de los restos.

Los anfibios y reptiles que constituyen la fauna actual tienen un origen muy antiguo, la mayoría paleógeno a nivel genérico, según ha podido ser demostrado en muchas familias de estos animales (ver por ej. ESTES, 1970), y según se confirma en este trabajo.

Al pertenecer el material estudiado al Neógeno y Cuaternario, estamos tratando con formas que son en su mayoría muy cercanas, genérica y aún específicamente, a las vivientes. Las delimitaciones no son obvias ni están claras para las faunas de este periodo, al contrario por ejemplo que para las faunas mesozoicas, por lo que es necesario un conocimiento especialmente preciso de la anatomía y de la variabilidad de los representantes actuales.

6- El material actual de comparación.

De lo anteriormente expuesto se desprende la necesidad de estudios detallados de la osteología de los anfibios vivientes. Este tipo de trabajo se ha descompuesto en dos vertientes:

De una parte hemos tratado de familiarizarnos con el mayor número posible de taxones. Al no existir en nuestro país colecciones de este tipo, nos ha sido preciso servirnos de colecciones extranjeras, fundamentalmente las del Museum of Comparative Zoology (Harvard University), American Museum of Natural History (New York) y San Diego State University, así como de otras en menor medida. Todo este material se relaciona en uno de los apéndices.

De otra parte, hemos estudiado la variabilidad ósea de

poblaciones naturales de especies claves. El material utilizado procede en general de egagrópilas de lechuza (Tyto alba), y corresponde fundamentalmente a la colección del Dr. J.M. REY (Madrid) y a la mía propia.

7- Material español no examinado.

Aunque nuestra intención ha sido estudiar directamente la totalidad de los restos de anfibios fósiles españoles, esto no ha sido posible en varios casos.

Existen colecciones de yacimientos ibéricos con micromamíferos, como por ejemplo la del Dr. FREUDENTHAL (Leiden, Holanda), que aunque no se citan explícitamente, probablemente contengan asimismo restos de batracios.

Se ha citado la aparición de estos vertebrados, sin haber sido descritos en detalle, entre otros en los siguientes yacimientos:

Uña (Cuenca; Cretácico inferior; HENKEL y KREBS, 1969). El material está en Berlín (Freie Univ.) y aún no ha sido estudiado.

Mioceno del Vallés-Penedés (CRUSAFONT y VILLALTA, 1952), especialmente rico el yacimiento de la trinchera del ferrocarril de Sant Quirze des Galliners. En estudio por C. VERGNAUD-GRAZZINI (París), según se cita en su trabajo de 1970.

Rubielos de Mora II (Teruel; CRUSAFONT, 1972). Se conservan en el Instituto Provincial de Paleontología de Sabadell (Barcelona). De este yacimiento sólo incluimos restos recolectados por la Universidad de Utrecht (Holanda) y el material procedente de excavaciones propias.

Debido a dificultades económicas en unos casos, o por no

haber contado con los permisos necesarios en otros, este material no ha podido ser examinado. Creemos sin embargo que constituye una fracción pequeña del total, y que el volumen aquí tratado es suficientemente representativo con relación a los objetivos propuestos.

8- Abreviaturas de colecciones.

Estas abreviaturas se presentan en la tabla de la página siguiente.

9- Contexto taxonómico y criterios.

Si unimos a los distintos tipos de fosilización una cierta (y en ocasiones manifiesta) falta de prudencia de autores antiguos para la designación de nuevas denominaciones, no es de extrañar el confusionismo taxonómico existente. En varias familias la situación sistemática es tan caótica, que prácticamente ha quedado privado el grupo fósil en cuestión de cualquier utilidad en su contribución a la resolución de problemas biológicos.

Esta situación impide en muchos casos la interpretación de nuevos restos, hace desistir al investigador potencial de dedicar atención al grupo, y provoca asimismo el escepticismo entre los no paleontólogos, a los que a menudo ayudaría en gran manera el disponer de los datos derivados del registro fósil.

Ni éste, ni a nuestro juicio ningún trabajo científico, debe ser considerado como punto final a un problema. La investigación científica es dinámica por naturaleza, y sus resultados están sometidos a continua revisión y transformación. Si pretendemos que aumente el conocimiento en esta parcela concreta de la paleontología de anfibios, será preciso aprender de los errores y procurar al menos no contribuir a agravar la caótica situación taxonómica existente, ni a desarrollar otra nueva.

ABREVIATURAS DE COLECCIONES.

Extranjero.

AMNH	American Museum of Natural History (Nueva York).
BM	British Museum (Natural History). Londres.
BSPHG	Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie. Munich.
DSTCB	Department des Sciences de la Terre. Université Ca Claude Bernard. Lyon.
IPUN	Istituto di Paleontologia. Università di Napoli. Nápoles.
MCZ	Museum of Comparative Zoology. Harvard University. Cambridge (EE.UU.).
MNHN	Museum National d'Histoire Naturelle. París.
SDSU	San Diego State University. San Diego (EE.UU.).
UU	Geologisch Instituut. Rijkuniversiteit Utrecht (Holanda).

España.

BS	Colección del autor.
EBD	Estación Biológica de Doñana (Sevilla).
IGM	Inst. Geológico y Minero de España (Madrid).
ILM	Inst. "Lucas Mallada" (CSIC, Madrid).
MAO	Museo Arqueológico Provincial de Oviedo.
MAN	Museo Arqueológico Nacional (Madrid).
MCNO	Museo de Ciencias Naturales de Onda (Castellón).
MD	Museo Arqueológico de Deyá (Mallorca).
MLS	Museo La Salle (Paterna, Valencia).
MNCN	Museo Nacional de Ciencias Naturales (Madrid).
SACN	Sociedad Aranzadi de Ciencias Naturales. San Sebastián.
SF	Colección Sixto Fernández (Valencia).
RA	Colección Rafael Adrover (Pont d'Inca, Mallorca).

No se utilizan abreviaturas para otras colecciones.

En ningún caso la vanidad personal al asignar nuevas denominaciones debe imponerse a una seria evaluación de su conveniencia con respecto a estudios posteriores. Es en ocasiones mucho más positiva una descripción y la utilización de "cf.", "aff.", "grupo de especies" etc.. al dar a conocer piezas anatómicas que se conserven raramente como fósiles, que una denominación taxonómica formal, aunque pueda justificarse y probarse válida de acuerdo con las Reglas de Nomenclatura Zoológica. Por poner un ejemplo extremo, la aparición de un molde externo de un animal cuya familia no era conocida en estado fósil, y aunque pudiera probarse que no corresponde a ninguna especie viviente, no debería recibir una denominación específica nueva, pues impediría teóricamente a cualquier investigador posterior el describir restos fósiles "normales" de esa familia.

Por desgracia, en paleontología de anfibios al menos, y según hemos visto al realizar la labor bibliográfica necesaria para este trabajo, se han dado todo tipo de casos en la clasificación de nuevas formas, desde no poder probar su validez, hasta el caso del molde externo similar al del ejemplo anterior. Se pueden citar trabajos contemporáneos en los que no se sigue el criterio antes señalado, y es su mera existencia, si bien muy minoritaria, la que nos obliga a incluir los párrafos precedentes.

Estas consideraciones se unen a la problemática de la representatividad de los diferentes elementos óseos. Es una realidad que la morfología de los diversos huesos proporciona una desigual información, que varía desde prácticamente nula, como sería en general un metacarpiano de anuro, hasta muy alta (frontoparietal, ilion). Sin embargo, y a nuestro juicio, no existe ningún elemento lo suficientemente informativo como para permitir la eliminación de la descripción de los restantes. Situaciones análogas a las de la dentición en la paleontología de mamíferos no se presentan en el estudio de anfibios terciarios. Estamos de acuerdo con HOLMAN (1965) en seleccionar el ilion

como el elemento de mayor información en general para el conjunto de los anuros, así como las vértebras en urodelos, pero no compartimos la postura de otros investigadores, que sólo utilizan un elemento y no describen las asociaciones de los yacimientos.

El estudio y la descripción de asociaciones de elementos proporciona una información biológicamente superior, facilita el trabajo posterior de otros, y evita en gran parte el peligro de caer en sinonimia, aunque éstas inevitablemente se producen aun con este método (ej. WETTSTEIN-WESTERSHEIMB, 1955).

10- Tipología sistemática.

Nos parece oportuno presentar en este capítulo unas breves consideraciones concernientes a los distintos tipos de sistemática, y a sus "filosofías" subyacentes. La inclusión de estas notas se justifica, además de por ser usadas en este trabajo, dada la poca utilización de estas diferenciaciones metodológicas en los estudios filogenéticos de los paleontólogos españoles.

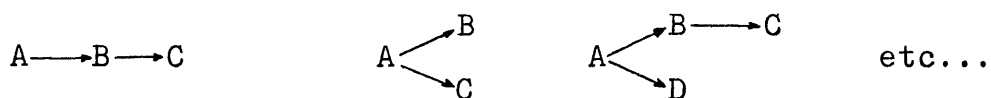
Como muy correctamente indica MAYR (1974), la sistemática biológica consistiría en una ordenación de la diversidad de la naturaleza, mediante la construcción de una clasificación que pueda servir como un sistema general de referencia. Una clasificación debe ser capaz de servir como una teoría biológica, con las propiedades explicativas, predictivas y heurísticas de toda teoría; y constituir a la vez un almacén de información eficiente (MAYR, 1974).

Hoy día, y con independencia de un grupo afortunadamente minoritario de autores que consideran una clasificación única mente como un sistema de identificación, se acepta (mediante la inclusión de la teoría evolutiva) que la sistemática debe tratar de reflejar la filogenia de la forma más perfecta posible. Los taxones por tanto deben ser "naturales", es decir, monofiléticos.

Los taxa se individualizan y definen con base a diversas características. Un primer aspecto metodológico que conviene resaltar, y que se sigue escrupulosamente en esta tesis, es que sólo pueden utilizarse, para inferencias evolutivas y construcciones sistemáticas, datos primarios que pertenezcan al organismo de forma intrínseca. Este principio, recalcado por muchos autores (ej. HECHT y EDWARDS, 1976), se ha mantenido de manera constante en este trabajo. No se han tomado en absoluto en cuenta, en el momento de determinar o discutir relaciones filogenéticas, la distribución en el espacio o en el tiempo de los organismos en cuestión. Pueden citarse ejemplos de trabajos recientes de paleontología donde este principio no se aplica. Sólo después de que la inferencia evolutiva ha sido evaluada es posible determinar los modelos biogeográficos que expliquen una distribución espacio-temporal concreta.

El estudio comparado de un carácter proporciona una tipología con sucesivos estadios, en general de índole cualitativa, aunque a veces pueden usarse estadios cuantitativos seleccionados más o menos artificialmente (INGER, 1972).

Entre los diversos estadios de un carácter pueden determinarse relaciones teóricas de derivación, a las que se denomina polaridad. Esta serie relacionada de estadios de un mismo carácter recibe normalmente el nombre de morfocline. La polaridad puede ser de tipos diversos, como



pero en cada caso concreto existe uno inicial, que denominaremos "primitivo" y uno o varios "derivados".

Estos conceptos son comunes a todos los grupos de sistemas de clasificación que detallaremos más adelante, pero como señalan y justifican ámpliamente HECHT y EDWARDS (1976), los resultados de la aplicación de estos sistemas no superarán nunca a la corrección con que se haya realizado el análisis funda

mental y previo de los morfoclines.

Un primer aspecto del análisis de la direccionalidad de un morfocline se basa en la determinación del estadio primitivo y del/de los derivados. Por ejemplificar esta metodología, citemos el trabajo de HEYER (1975), donde se ofrece una lista de criterios que permiten esa determinación. Los criterios a nuestro juicio más importantes y de aceptación general, se basan en las comparaciones externas ("outgroup comparisons") del grupo en cuestión. Este "outgroup" está constituido por un grupo de animales diferente del de la muestra estudiada, y en el caso más idóneo por aquel que por otros estudios pueda ser considerado como ancestral. Así, para la determinación de relaciones entre discoglósidos, y para un morfocline concreto, será lógico ver que estadio presentan los Ascaphidae, que como familia se aceptan como ancestrales de los discoglósidos.

Por un primer criterio (HEYER, op. cit.) se establece que un estadio determinado puede suponerse primitivo si se le encuentra de forma invariable y universal en el "outgroup", no presentándose ningún otro de los aparecidos en el grupo sobre el que se trata de inferir la direccionalidad. En este caso, los demás estadios pueden suponerse derivados. Si el carácter es polimórfico en el grupo externo, apareciendo varios estadios, se supondrá primitivo el que se presente de forma más generalizada, y derivados los que sean únicos o casi en la muestra objeto de estudio, aunque a veces convenga ampliar el "outgroup" y utilizar el primer criterio.

El criterio tercero, o de especialización morfológica, establece que un estadio determinado de un morfocline se puede suponer derivado si su presencia es claramente predominante en formas que presenten una notoria especialización adaptativa (HEYER, 1975). Otros criterios, de uso más restringido, de índole ecológica o geográfica, se ofrecen en HEYER (op. cit.). Para otra formulación de criterios y su discusión, véase KLUGE y FARRIS (1969).

Sólo una, de entre todas las polaridades posibles, puede ser en realidad un reflejo correcto de la filogenia.

Una vez que se han realizado estos análisis en un cierto número de caracteres, pueden aplicarse tres sistemas o teorías taxonómicas:

1- Fenética.

Los grupos se clasifican con base en una similitud total ("overall similarity"), por número de estadios compartidos, con independencia de si son derivados o no. Normalmente se agrupar OTUs ("Operational Taxonomic Units", ver SOKAL y SNEATH, 1963) con ayuda de procedimientos automáticos. En su forma más clásica los caracteres se consideran equivalentes, o lo que es lo mismo, de igual "peso", por lo que suelen seleccionar se muchos caracteres pertenecientes a sistemas anatómicos diversos, con el fin de asegurar en lo posible su independencia respectiva, pues la introducción de excesivas redundancias equivaldría a un pesaje diferencial.

Se ha desarrollado sin embargo una amplia gama de metodologías en la selección de fenogramas, así como de técnicas matemáticas no subjetivas para atribuir un peso diferencial a los distintos caracteres (ver por ejemplo KLUGE y FARRIS, 1969, y numerosos artículos en los números recientes de la revista Systematic Zoology). Estas variantes de taxonomía numérica no serán aplicadas en este trabajo, por lo que no las detallaremos.

2- Cladística.

Los grupos se clasifican y adquieren rango por la posesión conjunta de estadios derivados. El principio subyacente se basa en considerar a los derivados ("apomórficos") como los únicos que pueden ser usados como evidencia evolutiva, pues su posesión conjunta en varios taxa indica una derivación común de la condición ancestral, y son indicativos por lo tanto de

relación filética, mientras que los primitivos ("plesiomórficos") no ofrecen esa evidencia.

Aunque se acepta que los buenos taxónomos de todas las épocas han aplicado este principio, su definición formal se debe a HENNIG. Este autor, especialmente a través de la traducción inglesa de su famoso libro "Sistemática filogenética" (HENNIG, 1966), ha sido el verdadero iniciador de esta escuela, hoy tan pujante, por lo que a veces se habla de "sistemática hennigiana".

Con este sistema se insiste en que la clasificación debe revelar de forma estricta el linaje, lo que se consigue mediante la aplicación del principio anterior por medio de ramificaciones dicotómicas, jerarquía de taxa (por "recency of common descent"), y monofilia, obteniéndose pares de "grupos hermanos" ("sister groups") hasta relacionar toda la muestra. Este sistema se ejemplifica en algunas secciones de este trabajo, en comparación con la fenética base.

Al igual que la fenética en sus variantes de taxonomía numérica, el tratamiento de los datos se efectúa de forma automática, así como la selección de cladogramas (por ej. mediante el método combinatorio), y suponiéndose que una mayor parsimonia ("parsimony") refleja mejor la forma de actuar de la evolución. Tanto el tipo cladístico como el fenético son obviamente mucho más objetivos que la clasificación clásica. Un ejemplo de clasificación cladística en gran escala, con algunos problemas prácticos relacionados, como la proliferación de categorías, puede verse en MCKENNA (1975).

3- Sistemática clásica.

MAYR (1974), en una notable crítica del sistema hennigiano, acepta que, aun siendo menos objetivo, el sistema denominado por él "darwiniano o evolutivo" proporciona clasificaciones más naturales. Este sistema se basaría en la adición a las

ramificaciones filogenéticas de los anteriores, de un componente de apreciación (subjetivo) de la cantidad total de cambio entre los puntos de las dicotomías. Este componente determinaría la categoría, diferente por ejemplo si la rama en cuestión ha entrado en una "zona adaptativa" etc..

Ha sido tradicional la utilización de un sistema básicamente fenético (con el supuesto de que a mayor similitud fenotípica correspondería mayor similitud genotípica y por ende parentesco filético más estrecho), pero atribuyendo un peso diferencial a los distintos caracteres, considerándolos más o menos "importantes" para una inferencia evolutiva en función del criterio subjetivo de cada investigador. Esta postura ha sido criticada adecuada y repetidamente (ej. KLUGE y FARRIS, 1969), y conduce por su subjetivismo a discusiones sin fin entre los distintos especialistas.

De todo lo anterior se deduce que en la selección de los caracteres y en su pesaje respectivo recae en gran parte el éxito de una inferencia filogenética, con cierta independencia del sistema de tratamiento taxonómico utilizado. Las fuentes obvias de error en los agrupamientos son la convergencia y la evolución paralela.

Muy recientemente HECHT y EDWARDS (1976) han presentado un sistema de pesaje de caracteres mediante una evaluación de la información contenida en el morfocline. Este sistema es aplicable para cualquier sistema de clasificación, y por su interés evidente ofrecemos un resumen de sus criterios.

"The weighting system for homologous character states may be summarized as follows in order of increasing informational content: (I) Shared and derived character states which are the result of loss. Such loss characters are the zero state because there is no developmental evidence. (II) Shared and derived character states which are the result of simplification or reduction of complex structures as indicated by comparative or developmental anatomy. (III) Shared and derived character states which are the result of growth and developmental processes

dependent on size, age, and hormonal and other physiological relationships. Characters related to allometric functions are the best example. (IV) Shared and derived character states which are highly integrated functionally and are subject to directional selection. (V) Shared and derived character states which are unique and innovative in structure (the most important type of information,)".

Claramente los caracteres del primer tipo no indican dirección evolutiva ni relación filogenética, pues (al no conocerse el "camino") no es posible dilucidar si la pérdua se produce independientemente o no. Ejemplos pueden ser la pérdua de ojos o pigmentación en animales trogloditas. Algo más de información proporciona el tipo segundo, con reducción o pérdua de estructuras, pero con los estadios intermedios conocidos. Un ejemplo sería la simplificación de un conjunto óseo por fusiones, conociéndose el camino ontogenético. El tercer tipo, que incluiría estructuras como forma de los huesos de la cintura, grado de neotenia etc., son ejemplos de procesos alométricos o de patrones de crecimiento relativamente simples y que no precluden paralelismo. El cuarto tipo comprende caracteres que forman parte de complejos funcionales muy integrados, y que cambian conjuntamente a fin de mantener una eficiencia biomecánica o de otro tipo. Su desdoblamiento en varios produciría un pesaje injustificado. El quinto tipo, que proporciona el máximo de información filogenética, se refiere a caracteres innovadores, que normalmente abren nuevas posibilidades adaptativas, siendo muy raro que sean el resultado de evolución paralela. Ejemplos serían el huevo amniótico o el astrágalo de los artiodáctilos (HECHT y EDWARDS, op. cit.).

Las líneas anteriores representan a grosso modo la base metodológica que se sigue en este trabajo en lo referente a sistemática. Sin embargo, y como ya hemos mencionado en el capítulo de introducción, una revisión filogenética de grupos fósiles que tengan representantes actuales debe utilizar el máximo de evidencia no redundante posible, y no centrarse exclusivamente en un sistema anatómico como sería el esquelético. No se trata por lo tanto de realizar una revisión de este

tipo, sino de aportar los datos paleontológicos necesarios para contribuir a ésta en el futuro.

Con todo, es necesario evaluar los modelos filogenéticos existentes para los diversos grupos aquí tratados, y en los casos en que éstos no han sido objeto de trabajos de conjunto recientes, es preciso aportar la mínima base operativa y realista sobre la que continuar en el futuro.

11- Nomenclatura anatómica.

La nomenclatura osteológica para los anfibios, si bien en menor medida que para otros sistemas anatómicos, dista mucho de ser homogénea, y prácticamente cada investigador o escuela emplea su propia terminología.

En este trabajo se ha tratado de evitar la introducción de nuevas denominaciones, acoplando nuestro sistema nomenclatorial al de los autores actuales. Entre éstos pueden diferenciarse dos grandes tendencias. De una parte aquellos que utilizan preponderantemente la lengua vernácula, y salvo en aspectos muy concretos no usan nombres latinos. Se ha creado así una terminología en inglés de gran aceptación en el mundo anglosajón, y que no es una traducción de los clásicos términos latinos. Los nombres son en su mayoría topográficos o morfológicos, y no pretenden dar una idea formalista de homología.

Por otra parte existen varios tipos de nomenclaturas latinizadas, utilizadas fundamentalmente por los no anglosajones, y que proceden de los clásicos autores del siglo pasado y comienzos del actual. El mayor aporte de nombres procede de los estudios de BOLKAY y FEJÉRVÁRY.

Un tercer tipo, que ha encontrado poco eco, fué desarrollado por HOLMAN (1965) para los ránidos, y se basa en la utilización del nombre latino del músculo que se inserta en la zona ósea en cuestión (ej. "origen tendinoso del M. sartorius"). Aun suponiendo que existiera una nomenclatura miológica univer

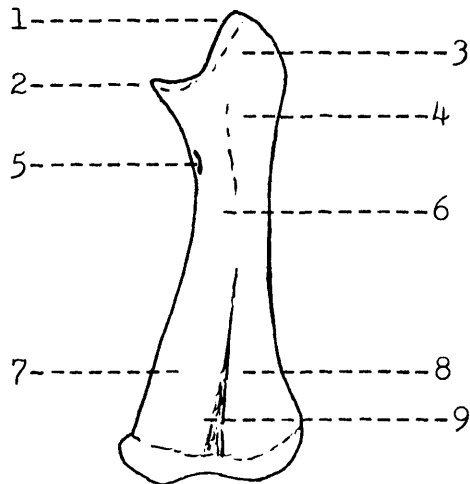
salmente aceptada, es evidente que este sistema sería de muy difícil aplicación a los restos carentes de formas vivientes cercanas, además de no facilitar los estudios de osteología comparada.

En los gráficos que siguen expondremos la terminología utilizada de aquellos elementos para los que no exista una nomenclatura generalizada de amplia aceptación. Los elementos en los que no existe excesivo confusiónismo nomenclatorial no se incluyen. Esta terminología se ofrece en su forma latina, aunque en muchas ocasiones usemos su traducción castellana directa. Entre paréntesis se indican términos sinónimos no utilizados en este trabajo. Seguidos del signo **, términos introducidos por vez primera.

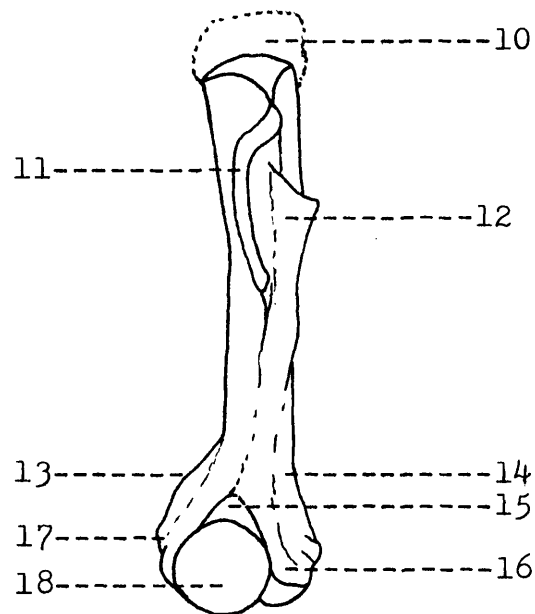
Esta nomenclatura se basa en esencia en la de BOLKAY (1919) y FEJÉRVÁRY (1917, 1921), tal y como se usa hoy día (MLYNARSKI, ŠPINAR, VERGNAUD-GRAZZINI). Para otros términos no recopilados véase ŠPINAR (1972, 1975a, 1975b) y VERGNAUD-GRAZZINI (1966, 1970) en lo referente a anuros, así como FRANCIS (1934) y ESTES (1964) para urodelos. En ocasiones se incluyen en el texto otros términos, citándose su procedencia.

NOMENCLATURA ANATÓMICA. HÚMERO Y RADIO-ULNA.

Radio-ulna

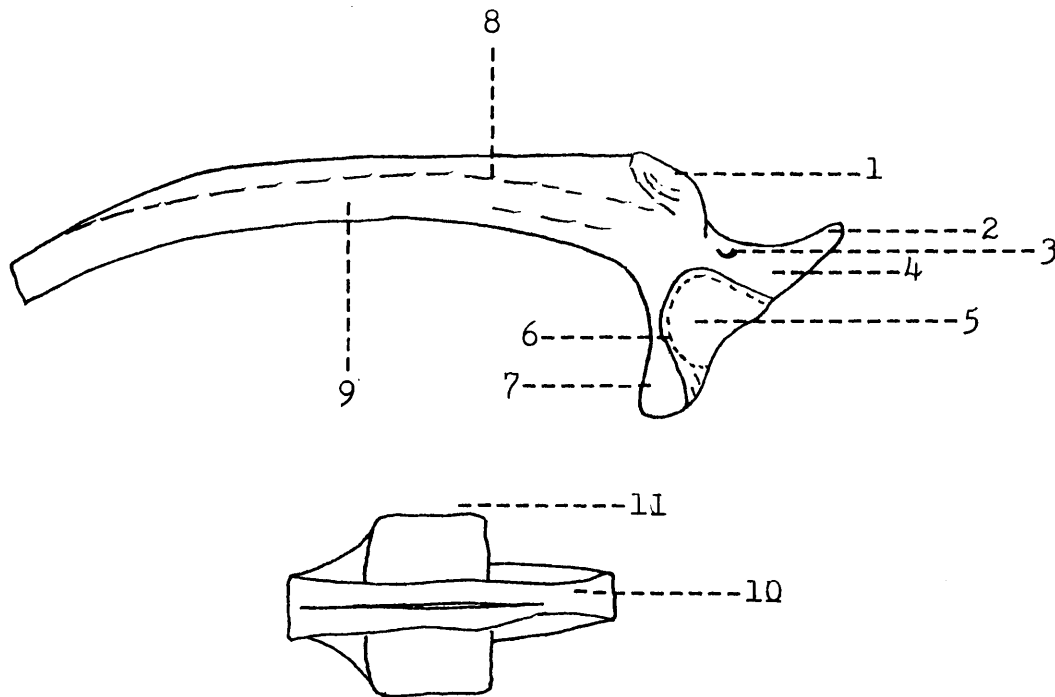


Húmero

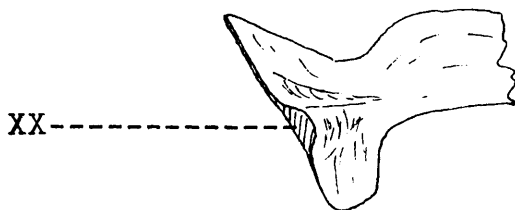


- 1- Olecranon.
- 2- Processus radialis.
- 3- Processus ulnaris.
- 4- Capitulum antebrachii.
- 5- Fossa radii.
- 6- Collum antebrachii.
- 7- Radio. Radium.
- 8- Ulna.
- 9- Sulcus longitudinalis.
- 10- Caput humeri. Epífisis proximal.
- 11- Crista ventralis. (crista deltoidea).
- 12- Crista paraventralis.
- 13- Crista lateralis.
- 14- Crista medialis.
- 15- Fossa cubitus ventralis.
- 16- Epicondylus ulnaris.
- 17- Epicondylus radialis.
- 18- Eminentia capitata.
- XX- Impresión olecraneana (dorsal en 18-).

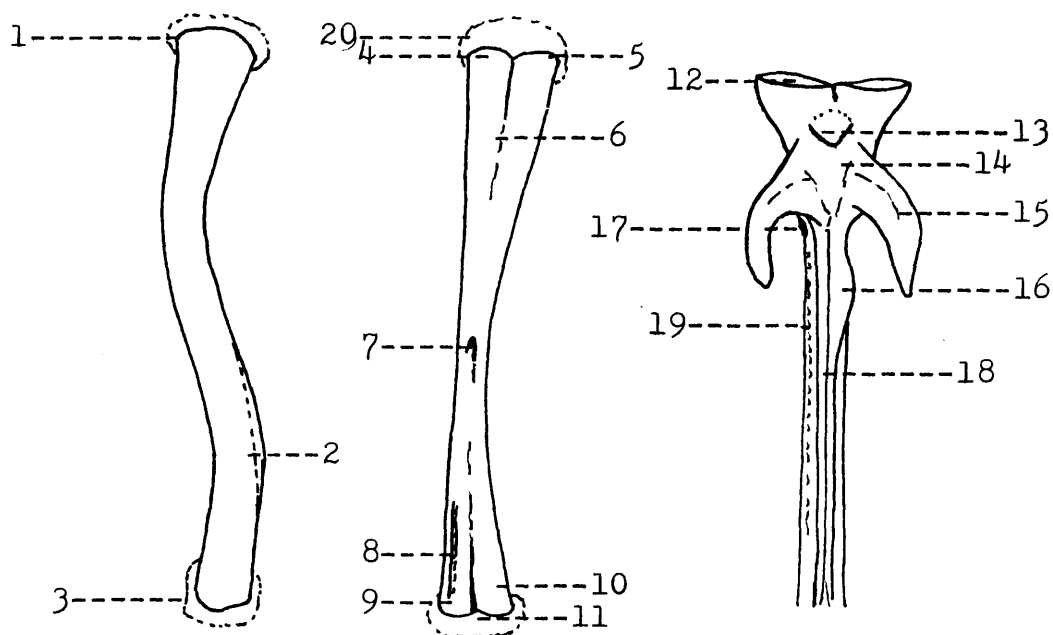
NOMENCLATURA ANATÓMICA. ILION E ISQUION.



- 1- Tuber superius (tuber ossis ilium).
- 2- Tuber ischii.
- 3- Fossa supracetabularis.
- 4- Pars ascendens ilii (pars supracetabularis).
- 5- Acetabulum.
- 6- Margo acetabularis.
- 7- Pars descendens ilii (pars infra-acetabularis).
- 8- Crista dorsalis (crista ossis ilii).
- 9- Pars cylindriformis (processus cylindriformis).
- 10- Crista communis ossium ischium
- 11- Pars acetabularis ossis ischium.
- XX- Tuber interiliáco (en la cara interna). **. T. interiliacum.

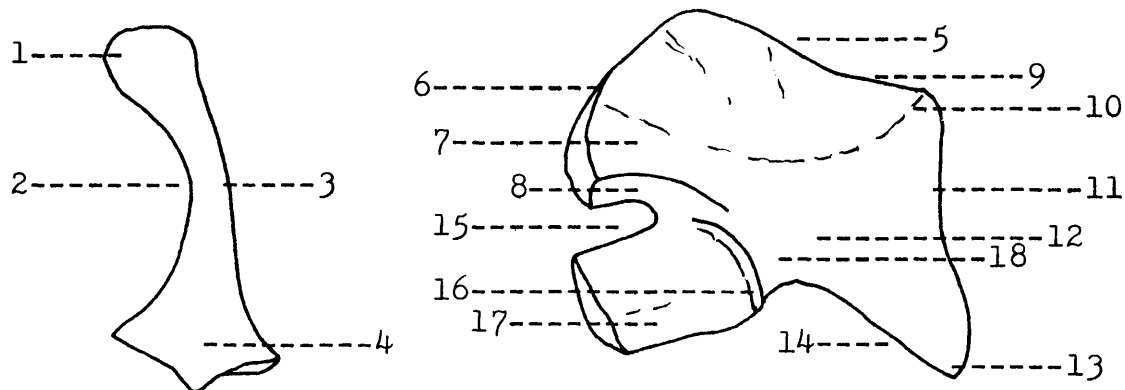


NOMENCLATURA ANATÓMICA. FÉMUR, TIBIOFÍBULA Y UROSTILO.



- 1- Epiphysis distalis femoris.
- 2- Crista femoris.
- 3- Epiphysis proximalis (caput femoris)
- 4- Eminentia tarsi medialis.
- 5- Eminentia tarsi lateralis.
- 6- Sulcus longitudinalis.
- 7- Foramen nutritium.
- 8- Crista ossis cruris.
- 9- Epicondylus medialis.
- 10- Epicondylus lateralis.
- 11- Epiphysis proximalis.
- 12- Fossa condyloidea (fovea condylica).
- 13- Canalis coccygeus.
- 14- Carina neuralis (lamina neuralis urostyli).
- 15- Processus transversus vertebrae postsacralis.
- 16- Lamina horizontalis.
- 17- Foramen nervi.
- 18- Crista dorsalis (crista ossis coccygei, c. coccigica).
- 19- Crista transversa longitudinalis (lamina marginalis).
- 20- Epiphysis distalis.

NOMENCLATURA ANATÓMICA. ESCÁPULA Y CORACOIDES.



- 1- Pars epicoracoidalis.
- 2- Margo anterior.
- 3- Margo posterior.
- 4- Intumescencia glenoidalis.
- 5- Margo anterior (m. cranialis).
- 6- Facies clavicularis scapulae.
- 7- Pars acromialis.
- 8- Facies humeralis acromii.
- 9- Crista anterior (tenuitas cranialis).
- 10- Angulus cranialis.
- 11- Margo suprascapularis (m. cleithralis).
- 12- Corpus scapulae.
- 13- Angulus caudalis.
- 14- Margo posterior (m. caudalis).
- 15- Sinus interglenoidalis.
- 16- Caput glenoidale.
- 17- Pars glenoidalis.
- 18- Collum scapulae.

12- Medidas.

Debe resaltarse que en estudios paleontológicos de lisan fibios se usa muy poco la medición, especialmente la de elementos desarticulados, lo que provoca una manifiesta incomodidad a la hora de realizar comparaciones de tamaño.

RAGE (1972) define medidas para húmeros de ránidos, que utilizaremos en el capítulo XII, y para ilia de bufónidos, que acoplamos igualmente a nuestro material en el capítulo IX. Para ésta última familia también utilizamos las medidas angulares de TIHEN (1962) como indicativo de la protuberancia del tuber superius. El resto de las medidas ha sido necesario definir las expresamente para este trabajo.

En la selección de las medidas para cada uno de los huesos del esqueleto postcraneal nos hemos guiado por el tipo normal de fragmentación en los fósiles terciarios, a fin de posibilitar la aplicación de las mismas en el mayor número posible de casos. Las longitudes totales de los huesos largos son prácticamente las únicas comparables con los restos fósiles articulados.

Los elementos como radio-ulnas, fémures, tibiofíbulas y fibulares, cuya utilidad taxonómica es muy escasa en anuros, son en cambio los más favorables para realizar una comparación de tamaño entre fragmentos de grupos diversos, pues las proporciones dentro de cada uno se mantienen casi constantes en una misma subfamilia.

Las medidas utilizadas en este trabajo, en lo referente a anuros, son:

Atlas.** Norma anterior. 1- Anchura del cotilo*. (s)

**Al igual que la mayoría de los autores modernos, empleamos el término "atlas" simplemente por comodidad, y sin pretender que exista una homología con las vértebras de igual denominación de otros vertebrados.

* Si ambos están completos, se ha medido el derecho.

- Norma anterior. 2- Anchura del espacio intercotilar.(s)
 3- Altura al techo del canal neural.(s)
 6- Altura del cotilo*. (s)
- Norma ventral. 4- Anchura máxima del centrum. (s)
 5- Longitud máxima del centrum. (s)

Estas medidas se representan en la lámina 2.1, figuras 1 y 2.

Sacro.

- Norma ventral. 1- Anchura máxima de los cóndilos posteriores. (s)
 2- Longitud máxima del centrum. (s)
 3- Anchura total máxima.(s)
 4- Longitud máxima de la diapófisis*.(s)

Estas medidas se representan en la lámina 2.1, fig. 6, siendo la línea de trazos la básica de orientación.

Urostilo. (lámina 2.1, figura 7.).

- Norma anterior. 1- Anchura máxima de los cotilos. (s)
 2- Altura máxima de los cotilos. (s)
 3- Altura al techo del canal neural.(s)
- Norma dorsal. 4- Longitud total máxima. (c)

Escápula. (lámina 2.1, fig. 3).

- Norma externa. 1- Longitud del margo supraescapularis. (s)
 2- Longitud total. (s)
 3- Anchura máxima posterior. (s)
 4- Anchura máxima de la pars glenoidalis. (s)

Coracoides.

- Norma interna. 1- Anchura máxima de la intumescencia glenoidalis. (c)

* En los casos en que ambos están completos, se ha medido el derecho.

2- Longitud total máxima. (c)

Isquion. (lámina 2.1, figuras 4 y 5).

- | | |
|------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------|
| Norma posterior. | 1- Altura máxima. (s) |
| | 2- Anchura máxima. (s) |
| Norma lateral. | 3- Longitud máxima. (s) |
| | 4- Angulo superior. Corresponde a la articulación de la punta isquiática del ilion. (s) |
| | 5- Longitud acetabular. (s) |

Húmero. (lámina 2.1, figura 8).

- | | |
|----------------|------------------------------------------------------------|
| Norma ventral. | 1- Anchura máxima de las crestas distales. (s) |
| | 2- Diámetro antero posterior de la eminentia capitata. (s) |
| | 3- Longitud total, excepto epífisis proximal. (c) |

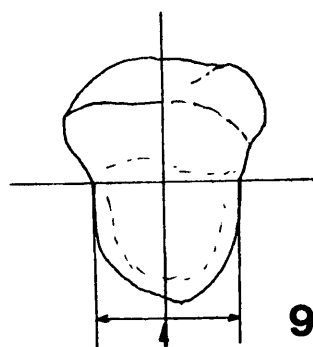
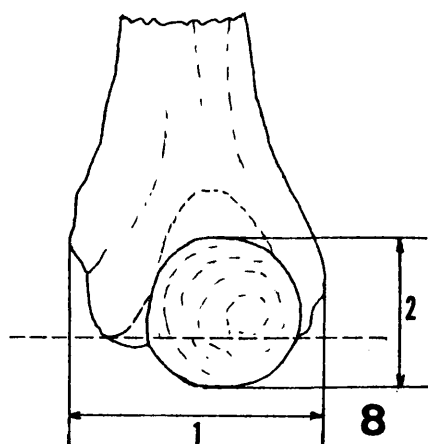
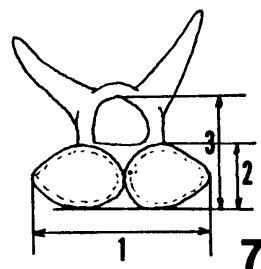
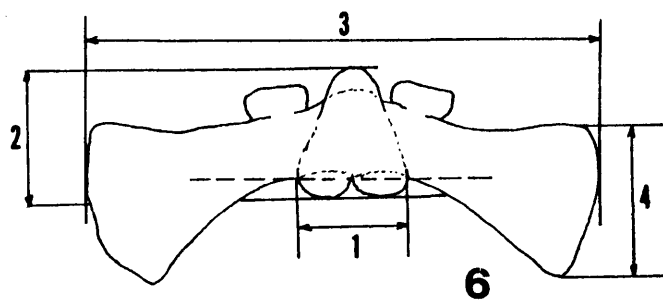
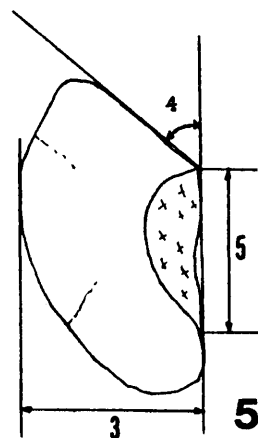
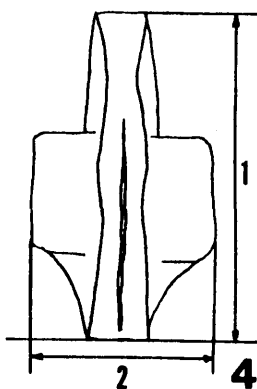
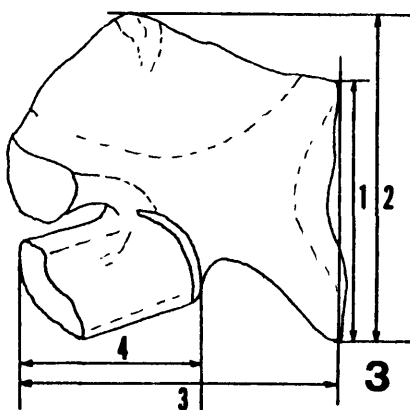
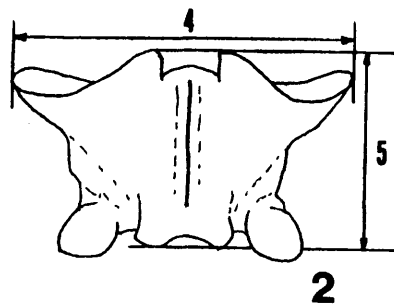
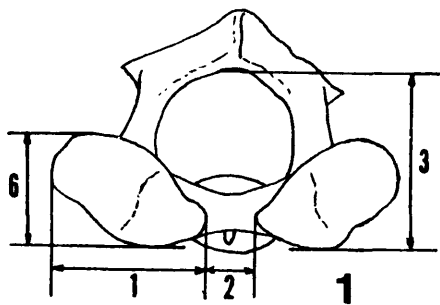
Radio-ulna. (lámina 2.1, figura 9).

- | | |
|-----------------|-------------------------------------------------------|
| Norma lateral. | 1- Longitud total, excepto epífisis distal. (c) |
| | 2- Anchura máxima de la faceta distal diafisaria. (c) |
| Norma anterior. | 3- Anchura mínima de separación radio-ulnar. (s) |

Fémur y tibiofíbula.

- | | |
|------------------|------------------------------------------------|
| Norma ventral. | 1- Longitud total diafisaria. (c) |
| Norma anterior. | 2- Anchura máxima proximal de la diáfisis. (c) |
| Norma posterior. | 3- Anchura máxima distal de la diáfisis. (c) |

LAMINA 2.1



Fibular.

Norma ventral. 1- Longitud total diafisaria. (c)

Vértebras. (Anuros y urodelos).

Norma ventral. 1- Longitud total del centrum. (s,b)

Norma dorsal. 2- Anchura máxima interprezigapofisaria. (s, b)

En ocasiones se han utilizado otras accesorias, que se definen en el texto.

Las medidas de este trabajo están todas en mm., y han sido tomadas, según sus tipos, con los siguientes aparatos:

Medidor de precisión de movimientos ortogonales y angulares tipo "Shopscope" modificado, de la firma Ehrenreich Photo-Optical Industries, con precisión de 0.005 mm. Se indica en la lista anterior de medidas con el símbolo (s).

Escala graduada para acoplar a binocular, firma Zeiss, precisión de 0.01 , indicada anteriormente como (b).

Calibres de diversas marcas para medidas mayores. Precisión de 0.05. Se representa en la lista anterior con el símbolo (c).

13- Simbología estadística.

El componente estadístico de este trabajo es totalmente tradicional, y su simbología es como sigue:

N, n	Efectivo de la muestra.
\bar{x}	Media aritmética.
S	Desviación típica.
V	Coefficiente de variación.
E (i)	Error del parámetro i.

I obs.	Intervalo observado.
r	Coeficiente de correlación.
t	Test de la "t" de Student.
H ₀	Hipótesis estadística.
F	Test de la "F" de Snédécor (análisis de la varianza).
χ^2	Test del " ji cuadrado"
✓	Grados de libertad.

Las formulaciones pueden encontrarse en cualquier libro de estadística biológica (ej. LAMOTTE, 1965; YULE y KENDALL, 1967; GULLÓN, 1971). De especial utilidad han sido las tablas de FISHER y YATES (1963).

.14- Abreviaturas taxonómicas.

- "cf." : Conformis.

Se utiliza en este trabajo cuando la totalidad de los caracteres observables coinciden con los del taxón en cuestión, pero éstos no son lo suficientemente numerosos o significativos como para permitir una atribución inequívoca.

- "aff." : Affinis.

Coincide en una mayoría de caracteres con los del taxón en cuestión, pero difiere en otros, que no pudiendo valorarse debidamente en cuanto a significación, no prueban ni la identidad específica ni la validez como especie independiente, significando sólo que se trata de la forma más parecida entre las conocidas.

CAPITULO III.

YACIMIENTOS.

CAPITULO III. YACIMIENTOS.

Como ya hemos indicado anteriormente, nuestro país ha sido extensivamente muestreado para la recolección de mamíferos fósiles, por lo que nos ha sido posible servirnos del material batracológico aparecido en esas excavaciones. Los batracios constituyen un componente omnipresente, si bien minoritario, del total de microvertebrados en los yacimientos del Neógeno español. La gran mayoría de los restos proceden pues de labores de lavado y tamizado, y son consiguientemente fragmentarios y desarticulados.

El estudio de estos fósiles nos ha sido permitido por un gran número de personas y centros científicos (ver sección "agradecimientos"), pero en especial quisiéramos resaltar la colaboración al respecto del Hno. R. ADROVER (Pont d'Inca, Mallorca) y del Dr. H. DE BRUIJN (Univ. de Utrecht, Holanda), sin cuyas colecciones no nos hubiera sido posible disponer de una serie continua de yacimientos neógenos.

.1- Edades de los yacimientos.

Una serie bastante numerosa de coloquios y reuniones internacionales, realizadas en los últimos tres años, nos permite disponer hoy día de una biozonación precisa del Neógeno mediterráneo continental, basada especialmente en las faunas paleomastozoológicas. La biozonación hoy día aceptada, y que utilizaremos en este trabajo, parte de una propuesta del I Coloquio Internacional sobre Biostratigrafía continental del Neógeno superior y Cuaternario inferior (Montpellier-Madrid, 1974, y que fué presentada posteriormente al VI Congreso del CMNS* (Bratislava, 1975; MEIN, 1975), de los acuerdos del Symposium sobre la subdivisión del terciario continental

* Committee on Mediterranean Neogene Stratigraphy.

europeo (Munich, 1975; FAHLBUSCH, 1976), y finalmente aceptada por los especialistas reunidos en la Mesa redonda sobre el tema (Madrid, 1976, AGUIRRE y ALBERDI, 1977).

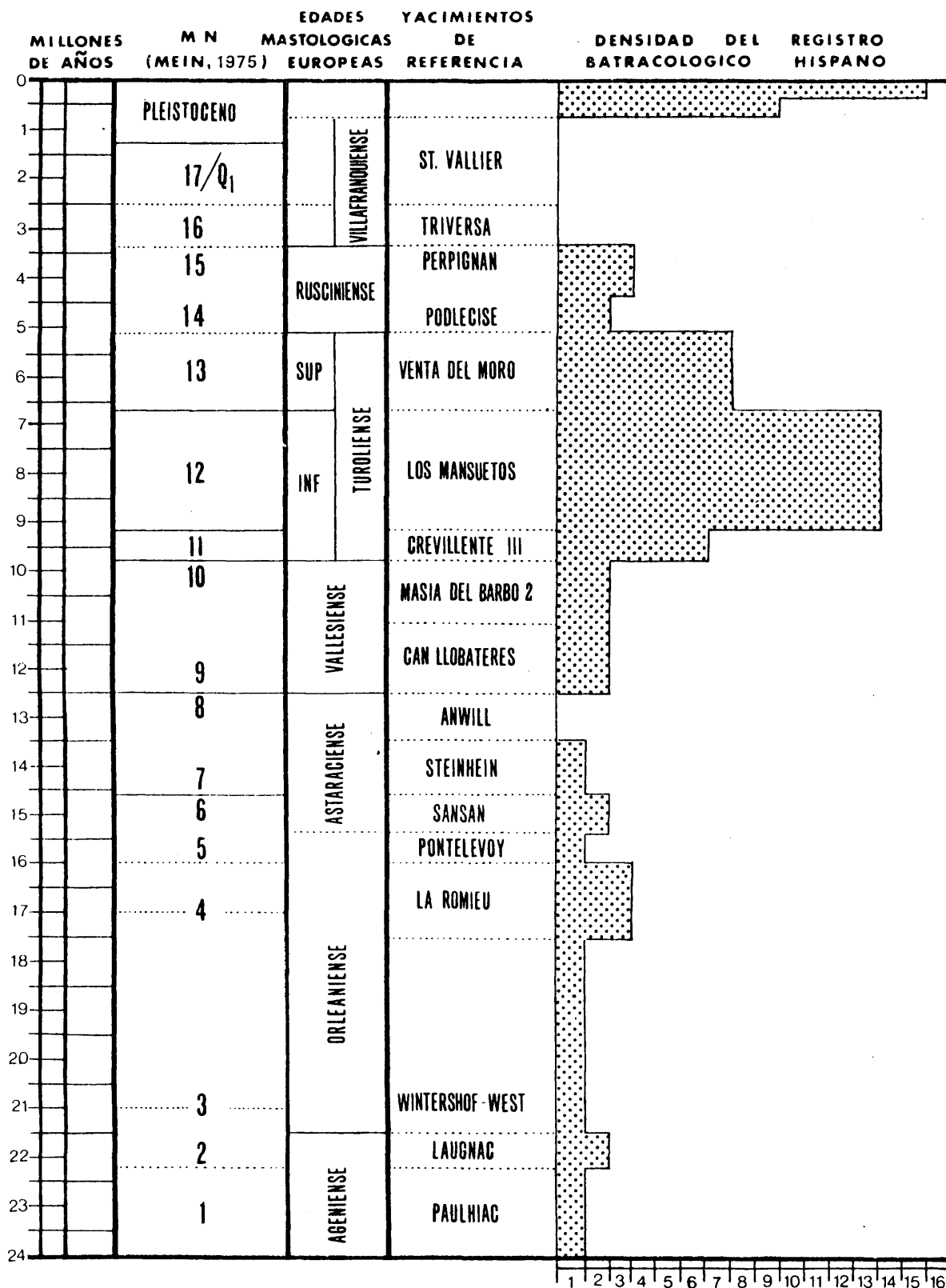
Esta biozonación, conocida como "biozonas de Mein" en honor a su creador, comprende 17 "unidades mastozoológicas neógenas" (MN*; ver también AGUIRRE, 1975), con un yacimiento típico o de referencia para cada una; estando definidas a partir de formas características de las líneas evolutivas, asociaciones, y apariciones/extinciones en el área en cuestión (MEIN, 1975).

En la tabla de la página siguiente se presenta esta biozonación, con los yacimientos de referencia y edades absolutas atribuidas, tal como fueron aceptadas en la última Mesa Redonda sobre el tema (Madrid, Octubre de 1976). En columna aparte se ofrece una estimación, basada en el número de yacimientos estudiados en este trabajo, de la densidad del registro batracológico en la Península Ibérica.

Los batracios son fósiles biostratigráficamente banales, al menos en el estado actual de nuestros conocimientos, según vamos a tener ocasión de constatar reiteradamente a lo largo de este trabajo. Por ello, debemos aceptar y usar la mencionada biozonación, basada esencialmente en micromamíferos, sin serenos posible contribuir a su perfeccionamiento.

A fin de paliar en lo posible la carencia actual de datos batracológicos en Europa, nos ha sido preciso estudiar asimismo yacimientos no hispanos. En tabla aparte se presentan éstos, así como algunos de los ya clásicos en la literatura.

* Es frecuente también la abreviatura inversa, NM.



ALGUNOS YACIMIENTOS BATRACOLÓGICOS NO HISPANOS.

MN	Africa N.	Francia	Alemania Suiza Italia	Hungría Checoslov. Polonia	Grecia
Q/17				Villany 3	
16			Arondelli	Rebielice	
15		Sète		Csarnota Weze 1	Spilia 3 ?
14					Spilia 3 ?
13				Polgardi	A. Metochi 3 A. Metochi 2
12					A. Metochi 2 A. Metichi 3 Pikermi 4
11					
10					Lefhon I ?
9					Lefhon I ?
8		La Grive L3			
7	Beni-Mellal	La Grive M	Oeningen		
6		Sansan	Sandelz- hausen.	Neudorf	
5				Frantisko vy Lazné.	
4		V-Collonges La Romieu			
3			Wintershof- West		
2		Laugnac Bouzigues			
1		Paulhiac	Weissenau		
0		Coderet	Rott		

.2- Generalidades y faunas no batracológicas
de los yacimientos hispánicos.

La gran mayoría de los yacimientos aquí estudiados son bien conocidos en la literatura por sus mamíferos fósiles. El compilar sus listas faunísticas, sin poder realizar la revisión de las mismas***, sería superfluo y excedería claramente los límites y objetivos de este trabajo.

Las generalidades y faunas conocidas de estos yacimientos pueden consultarse, entre otras, en las obras recientes siguientes: CRUSAFONT y CASANOVAS (1973), para todos los mamíferos fósiles conocidos hasta 1971. ALBERDI (1974) para yacimientos con Hipparion (Vallesiense-Plioceno). GOLPE (1974), para yacimientos con suiformes. ADROVER (1975), para los yacimientos de la provincia de Teruel. VAN DER WEERD (1976), para Teruel, con recopilación de otros trabajos de la escuela holandesa. MAZO (en preparación), sobre los yacimientos con mastodontes ("Burdigaliense"-Plioceno). Por nuestra parte, nos limitaremos simplemente a indicar la fuente bibliográfica de aquellos yacimientos no incluidos en los trabajos de la lista anterior, así como de los prospectados directamente por nosotros. Respecto a localizaciones, historia y bibliografía de muchos yacimientos del Mioceno superior y Plioceno, puede consultarse AGUIRRE y MORALES (1974). Cortes geológicos y listas faunísticas revisadas de la mayoría de estos yacimientos pueden encontrarse también en LÓPEZ (en preparación).

*** Estas listas en muchos casos no son coincidentes en la literatura, aún entre trabajos con aproximadamente la misma fecha de aparición.

3- Yacimientos terciarios españoles. Faunas batracológicas.

Las secciones descriptivas de esta tesis se exponen agrupadas por unidades familiares, por lo que es conveniente ofrecer aquí las listas batracológicas globales de los yacimientos, con indicación además del tipo básico de tafocenosis.

Con excepción del yacimiento de Libros (Teruel), todas las citas son nuevas, y la casi totalidad son además primeras para España. Si no hay indicación, las generalidades y formas presentes de otros grupos pueden hallarse en las referencias de la sección anterior.

PALEÓGENO.

Hemos podido localizar únicamente dos yacimientos paleógenos con batracios determinables, que aunque no constituyen el objeto de este trabajo, ofrecemos a título comparativo.

- Paguera (Mallorca).

Generalidades: Ver ADROVER y HUGUENEY (1976).

Edad: Oligoceno superior.

Tafocenosis: Palustre-lacustre.

Fauna: Restos desarticulados.

Anura. Pelobatidae: Cf. Eopelobates.

- San Pere dels Arquells (Lérida).

Generalidades: Ver revisión en FERNÁNDEZ MARRÓN (1971).

Edad: Oligoceno (Estampiense).

Tafocenosis: Lacustre.

Fauna: Restos articulados.

Urodelos. Salamandridae. Gen. et spec. no det.

NEÓGENO.

- Ribesalbes (Castellón).

Generalidades: Revisión en FERNÁNDEZ MARRÓN (1971).

Edad: Establecida por flora como "Aquitaniense".

Tafocenosis: Lacustre-palustre.

Fauna: Restos articulados.

Anuros: Familia no det (Apéndice 2).

Urodelos. Salamandridae: "Epipolysemia ogygia".

Megalotriton filholi.

Grupo genérico II (Cf. Triturus).

- Olocau (Valencia).

Generalidades: Yacimiento inédito en estudio por J. TALENS (Universidad Complutense).

Edad: Basado en flora como "Aquitaniense" (TALENS, com. Pers.).

Tafocenosis: Lacustre-palustre.

Fauna: Restos articulados.

Anuros. Ranidae. Cf. Rana. (Apéndice 1).

MN 2 b.

- Cetina de Aragón (Zaragoza).

Generalidades: Ver además DAAMS (1976).

Tafocenosis: Lacustre-palustre.

Fauna: Restos desarticulados.

Urodelos. Salamandridae: Cf. Chelotriton.

MN 3 a.

- Navarrete del Río (Teruel).

Generalidades: Este yacimiento constituye el objeto de la tesis doctoral (en preparación) de R. ADROVER, y quizás pudiera datarse en la biozona MN 2 b.

Tafocenosis: Lacustre-palustre.

Fauna: Restos desarticulados.

Anuros. Discoglossidae: Latonia sp.

Pelodytidae: Pelodytes sp.

Ranidae: Rana pueyoi**.
 Urodelos. Salamandridae: Cf. Chelotriton.

MN 3 b ó 4 a.

- Rubielos de Mora II (Teruel).

Generalidades: Ver además DE BRUIJN y MOLTZER (1974). El material procedente de excavaciones holandesas es desarticulado, mientras que el recolectado por nosotros se encuentra en articulación, aunque hay lajas en las que aparecen individuos parcialmente desarticulados. Las zonas concretas de recolección del equipo de Utrecht y nuestras son distintas, pero deben considerarse como absolutamente coetáneas. Un tercer lugar de recolección fué explotado con éxito por el equipo del Instituto Provincial de Paleontología de Sabadell. Este último material, al que no hemos tenido acceso, no se incluye en este trabajo.

Tafocenosis: Lacustre-palustre.

Fauna: Restos articulados y desarticulados.

Anuros. Ranidae: Rana pueyoi (**).

Urodelos. Salamandridae: Chelotriton paradoxus.

MN 4 a.

- Buñol (Valencia).

Tafocenosis: Lacustre-palustre.

Fauna: Restos desarticulados.

Anuros. Ranidae: Rana pueyoi.

Bufonidae. Bufo sp.

MN 4 b.

- Torralba de Ribota (Zaragoza).

(**) Como discutiremos en el capítulo VIII, esta denominación puede corresponder en realidad a un "grupo de especies", que como sucede con el grupo de especies de R. esculenta actual, no son diferenciables osteológicamente.

Tafoceñosis: Lacustre-palustre.

Fauna: Restos desarticulados.

Anuros. Ranidae. Rana sp.

No det. (Apéndice 1-).

- Valdemoros III B (Zaragoza).

Tafoceñosis: Lacustre-palustre.

Fauna: Restos desarticulados.

Anuros. Bufonidae: Bufo sp.

MN 5.

- Las Planas IV A (Zaragoza).

Tafoceñosis: Lacustre-palustre.

Fauna: Restos desarticulados.

Urodelos. Salamandridae: Cf. Chelotriton.

MN 6.

- Manchones I (Zaragoza).

Tafoceñosis: Relleno de fisura fluvial.

Fauna: Restos desarticulados.

Anuros. Ranidae: Rana pueyoi.

- Manchones II (Zaragoza).

Generalidades: Probablemente coetáneo del anterior.

Fauna: Restos desarticulados.

Anuros. Bufonidae: Bufo sp.; del grupo de especies de B. viridis. Especie probablemente nueva.

- Manchones y Borja-Manchones (Zaragoza).

Generalidades: Estas dos localidades nominales deben corres

ponder a alguna de las dos anteriores, cuestión ésta que sin reunir a los diferentes equipos excavadores implicados no es posible dilucidar. Borja-Manchones es una toponimia local.

Tafocenosis: Lacustre-palustre.

Fauna: Restos desarticulados. Idéntica en ambos.

Anuros. Ranidae. Rana pueyoi.

Bufonidae: Bufo sp. (Ver Manchones II).

MN 7.

- Escobosa de Calatañazor (Soria).

Generalidades: LÓPEZ, SESÉ y SANZ (in litt.).

Edad: SESÉ y LÓPEZ (in litt.). Es muy difícil atribuir el yacimiento a la MN 7 u 8, pues al menos en España no se observan con claridad las diferencias diagnósticas (N. LÓPEZ, com. personal.).

Tafocenosis: Brecha de relleno kárstico.

Fauna: Restos desarticulados. A efectos metodológicos se ha distinguido en la excavación entre fisura in situ y bloques no in situ. Al ser la fauna idéntica en ambas, se expone conjuntamente.

Anuros. Discoglossidae: Gen.no det.

Pelodytidae: Pelodytes arevacus nov. spec.

Bufonidae. Bufo aff. viridis.

Urodelos. Salamandridae: Triturus marmoratus.

MN 9.

- Can Llobateres (Barcelona).

Tafocenótica: Lacustre-palustre.

Fauna: Restos desarticulados.

Anuros. Discoglossidae: Latonia sp. I. Probable especie nueva.

MN 10.

- Masía del Barbo II (Teruel).

Tafocenosis: Lacustre-palustre.

Fauna: Restos desarticulados.

Anuros. Discoglossidae: Latonia sp. I (Ver Can Llobateres).

Ranidae: Rana pueyoi.

MN 11.

- Aspe (Crevillente III) (Alicante).

Tafocenosis: Lacustre-palustre.

Fauna: Restos desarticulados.

Anuros. Ranidae: Rana sp.

- Masada del Valle 2 (Teruel).

Tafocenosis: Lacustre-palustre.

Fauna: Restos desarticulados.

Anuros. Bufonidae: Bufo sp.

- Vivero de Pinos (Teruel).

Tafocenosis: Lacustre-palustre.

Fauna: Restos desarticulados.

Anuros. Ranidae: Rana pueyoi.

Bufonidae: Bufo sp.

- Rambla de Valdecebro VI (Teruel).

Tafocenosis: Lacustre-palustre.

Fauna: Restos desarticulados.

Anuros. Ranidae: Rana pueyoi.

Bufonidae: Bufo sp.

- Peralejos D (Teruel).

Generalidades: Se incluye aquí el yacimiento denominado simplemente "Peralejos" por otros autores.

Tafocenosis: Lacustre-palustre.

Fauna: Restos desarticulados.

Anuros. Ranidae: Rana pueyoi.

- Los Aguanaces (Teruel).

Tafocenosis: Lacustre-palustre.

Fauna: Restos desarticulados.

Anuros. Ranidae: Rana pueyoi.

Bufonidae: Cf. Bufo.

MN 12.

- Cerro de la Garita (Teruel).

Tafocenosis: Lacustre-palustre.

Fauna: Restos desarticulados.

Anuros. Ranidae: Rana sp.

Bufonidae: Bufo cf. bufo.

Bufo aff. calamita. Especie probablemente nueva del grupo de especies de B. calamita.

- Concud III (Teruel).

Generalidades: Ver RÜMKE (1974).

Tafocenosis: Lacustre-palustre.

Fauna: Restos desarticulados.

Anuros. Ranidae: Rana pueyoi.

- Concud B (Teruel).

Generalidades: Ver RÜMKE (1974).

Tafocenosis: Lacustre-palustre.

Fauna: Restos desarticulados.

Anuros. Ranidae: Rana pueyoi.

- Los Aljezares (A, B y G) (Teruel).

Generalidades: Se considera como Aljezar A a la localidad excavada por autores antiguos, sin indicación de procedencia dentro de los Aljezares. Aljezar B y G sigue a ADROVER (1975).

Tafoocenosis: Lacustre-palustre.

Fauna: Aljezar A, restos articulados. Aljezares B y G, restos desarticulados.

Aljezar A: Anuros: Ranidae: Rana pueyoi.

Aljezar B: Anuros: Ranidae: Rana pueyoi.

Bufonidae: Bufo sp.

Aljezar G. Anuros: Pelobatidae: Pelobates sp.

Pelodytidae: Pelodytes sp.

Ranidae: Rana pueyoi.

Bufonidae: Bufo sp.

- Masada del Valle 5 (Teruel).

Tafoocenosis: Lacustre-palustre.

Fauna: Restos desarticulados.

Anuros. Pelodytidae: Pelodytes sp.

- Santa Bárbara (Teruel).

Tafoocenosis: Lacustre-palustre.

Fauna: Restos desarticulados.

Anuros. Ranidae: Rana pueyoi.

Bufonidae: Bufo cf. bufo.

- Los Mansuetos (Teruel).

Tafoocenosis: Lacustre-palustre.

Fauna: Restos desarticulados.

Anuros. Pelodytidae: Pelodytes sp.

Ranidae. Rana pueyoi.

Bufonidae: Bufo cf. bufo.

Bufo aff. calamita. Probable especie nueva. Ver Cerro de la Garita.

- Los Mansuetos-Arriba (Teruel).

Tafocenosis: Lacustre-palustre.

Fauna: Restos desarticulados.

Anuros. Bufonidae: Bufo sp.

- Cueva de las Tres Puertas (Teruel).

Tafocenosis: Lacustre-palustre.

Fauna: Restos desarticulados.

Anuros: Ranidae: Rana sp.

- Crevillente IV (Alicante).

Tafocenosis: Lacustre-palustre.

Fauna: Restos desarticulados.

Anuros. Ranidae: Rana cf. pueyoi.

MN 13.

- El Arquillo I (Rambla de Valdecebro II) (Teruel).

Tafocenosis: Lacustre-palustre.

Fauna: Restos desarticulados.

Anuros. Ranidae: Rana cf. pueyoi.

- Rambla de Valdecebro III (Teruel).

Tafocenosis: Lacustre-palustre.

Fauna: Restos desarticulados.

Anuros. Ranidae: Rana pueyoi.

Urodelos. Salamandridae: Cf. Pleurodeles.

- Masada del Valle 7 (Teruel).

Tafocenosis: Lacustre-palustre.

Fauna: Restos desarticulados.

Anuros. Ranidae: Rana sp.

- Rambla de Valdecebro O (Teruel).

Tafocenosis: Lacustre-palustre.

Fauna: Restos desarticulados.

Anuros. Ranidae. Rana pueyoi.

- Venta del Moro (Valencia).

Generalidades: Ver además MORALES y AGUIRRE (1976) y JIMENEZ (1976).

Tafocenosis: Lacustre-palustre.

Fauna: Restos desarticulados.

Anuros: Rana** o Discoglossus (Apéndice 2-).

- Alcoy (Alicante).

Tafocenosis: Lacustre-palustre.

Fauna: Restos desarticulados.

Anuros. Rana** o Discoglossus (Apéndice 2-).

- Salobreña (Granada).

Generalidades: LENHAFF et alii (en preparación; fide N. LÓPEZ, coautor).

Tafocenosis: Relleno de fisura kárstica.

Fauna: Discoglossidae: Aff. Alytes.

Mioceno superior no precisado.

- Bellver (Lérida).

Generalidades: Ver MENENDEZ AMOR (1955).

Tafocenosis: Lacustre-palustre.

Fauna: Restos articulados.

Anuros. Familia no det. (Apéndice 2-).

- Libros (Teruel).

** No perteneciente a los grupos de especies de R. pueyoi ni R. esculenta.

Generalidades: Ver además NAVÁS (1922 a y b), ROYO (1922), y MELÉNDEZ (1946 y 1957).

Tafocenosis: Lacustre.

Fauna: Restos articulados.

Anuros. Ranidae: Rana pueyoi.

Rana quellenbergi.

Urodelos. Salamandridae: Oligosemia spinosa.

MN 14.

- Gorafe I (Granada).

Tafocenosis: Lacustre-palustre.

Fauna: Restos desarticulados.

Anuros. Ranidae: Rana sp.

- El Arquillo II (Teruel).

Generalidades: Inédito. En estudio por R. ADROVER y P. MEIN.

Edad: Los micromamíferos indican MN 14 o 15 (MEIN, com.per.)

Tafocenosis: Lacustre-palustre.

Fauna: Restos desarticulados.

Anuros. Discoglossidae: Discoglossus cf. pictus.

Ranidae: Rana sp.

Urodelos. Salamandridae: Triturus sp.

MN 15.

- Córdoba 2 (Córdoba).

Generalidades: Yacimiento inédito en estudio por H. DE BRUIJN.

Tafocenosis: Relleno de fisura kárstica (brecha).

Fauna: Restos desarticulados.

Anuros. Bufonidae: Bufo sp.

- Layna (Soria).

Generalidades: Ver además SORIA y AGUIRRE (1976) y SORIA y MORALES (1976).

Tafocenosis: Brecha de relleno kárstico.

Fauna: Restos desarticulados.

Anuros. Bufonidae: Cf. Bufo.

- Sarrión-Cerro de los Espejos (Teruel).

Tafocenosis: Brecha de relleno kárstico.

Fauna: Restos desarticulados.

Anuros. Pelodytidae: Pelodytes sp.

Bufonidae: Bufo sp.

Ranidae: Rana sp.

Urodelos. Salamandridae: Triturus marmoratus.

Cf. Pleurodeles.

Neógeno no precisado.

- Elche de la Sierra (Albacete).

Generalidades: Este yacimiento no ha sido aún estudiado en detalle. Según J. F. de VILLALTA y N. LÓPEZ (comunicaciones personales), probablemente pueda datarse como Vallesien-se.

Tafocenosis: Lacustre.

Fauna: Restos articulados.

Anuros. Ranidae. Cf. Rana (Apéndice 1-).

- Hellín (Albacete).

Generalidades: La localidad exacta no ha sido precisada, aunque la matriz (diatomitas) es idéntica a la del yacimiento anterior, que a su vez es única entre todos los yacimientos de este trabajo. Estando la formación geológica colindante entre los municipios de Elche de la Sierra y Hellín, es probable que se trate de un yacimiento de la misma edad.

Tafocenosis: Lacustre.

Fauna: Restos articulados.

Urodelos. Salamandridae. Gen et sp. no det. (Apéndice 1-).

.4- Yacimientos españoles del Pleistoceno medio.
Faunas batracológicas.

Por desgracia no se ha contado para este estudio con ninguna muestra faunística del Villafranquiense ni del Pleistoceno inferior, a excepción de una única tibiofíbula del yacimiento de las Islas Medas (Gerona, MN 16; VILLALTA, 1962) que puede atribuirse a Bufo bufo**.

- Bagur 2 (Gerona).

Generalidades: Ver LÓPEZ, MICHAUX y VILLALTA (1976).

Tafocenosis: Brecha de relleno kárstico.

Fauna: Restos desarticulados.

Anuros. Pelobatidae: Pelobates sp.

Bufonidae: Bufo bufo.

Por razones que se detallarán en el capítulo VI, estos restos no serán descritos detalladamente en este trabajo.

- La Unión I (Murcia).

Generalidades: Inédito. En estudio por H. DE BRUIJN.

Tafocenosis: Depósito estratificado en cueva.

Los yacimientos denominados La Unión II y III, probablemente coetáneos de La Unión I, proceden de otras acumulaciones similares de la misma región, que por metodología de las excavaciones ha sido necesario diferenciar. Al existir diferencias faunísticas en los batracios, los trataremos por separado.

Fauna: Restos desarticulados.

**Esta pieza, que acompañaba a un envío de micromamíferos del yacimiento, se ha extraviado en el servicio de Correos (ALBERDI y VILLALTA, comunicaciones personales), por lo que no se incluirá en este trabajo.

Anuros. Ranidae: Rana cf. ridibunda.

Bufonidae: Bufo sp.

- La Unión II (Murcia).

Generalidades: Ver La Unión I.

Tafoconosis: Depósito estratificado en cueva.

Fauna: Restos desarticulados.

Anuros. Bufonidae: Bufo bufo.

- La Unión III (Murcia).

Generalidades: Ver La Unión I.

Tafoconosis: Depósito estratificado en cueva.

Fauna: Restos desarticulados.

Anuros. Bufonidae: Bufo cf. bufo.

- Ambrona (Soria).

Generalidades: Ver AGUIRRE y FUENTES (1969).

Tafoconosis: Palustre.

Fauna: Restos desarticulados.

Anuros. Ranidae: Rana sp.

Bufonidae: Bufo cf. bufo.

- El Higuerón (Málaga 2) (Málaga).

Generalidades: LÓPEZ (1972).

Tafoconosis: Brecha de relleno kárstico.

Fauna: Restos desarticulados.

Anuros. Bufonidae: Bufo sp.

- Arganda (Madrid).

Generalidades: Ver SANTONJA, LÓPEZ, SANCHÍZ y PÉREZ GONZÁLEZ (en prensa).

Tafoconosis: Fluvio-palustre.

Fauna: Restos desarticulados.

Anuros. Discoglossidae: Discoglossus pictus.

Alytes sp.

Pelobatidae: Pelobates cultripes.

Ranidae: Rana ridibunda.

Bufonidae: Bufo bufo.

Hylidae: Hyla sp. Grupo de especies de
H. arborea.

- Atapuerca (Burgos).

Generalidades: Bajo esta denominación se incluyen tres localidades fosilíferas de un mismo kárst y que deben considerarse como coetáneas (T.TORRES, com. personal). Una introducción general a este sistema kárstico puede encontrarse en AGUIRRE, BASABE y TORRES (1976). Estos yacimientos fueron excavados por T. TORRES (E.N. "Adaro", Madrid), y denominados "Dolina", "Tres Simas" y "Cueva Peluda", estando una descripción detallada en preparación. Los micromamíferos están en estudio por J.M. REY (Inst. "José de Acosta", Madrid). La fauna batracológica es virtualmente idéntica en estas tres localidades.

Tafocenosis: Brecha de relleno kárstico.

Fauna: Restos desarticulados.

Anuros. Discoglossidae: Alytes obstetricans.

Ranidae Rana temporaria.

Bufonidae: Bufo bufo.

Bufo calamita.

- Sierra de Yedras (Granada).

Generalidades: LÓPEZ y RUIZ BUSTOS (in litt.).

Tafocenosis: Brecha de relleno kárstico.

Fauna: Restos desarticulados.

Anuros. Bufonidae: Bufo cf. regularis.

Bufo bufo.

.5- Yacimientos españoles del Pleistoceno superior y Holoceno. Faunas batracológicas.

Los yacimientos del Pleistoceno superior cantábrico asociados a niveles de industria humana paleolítica serán detallados en el capítulo XII. Los restantes yacimientos del Pleistoceno superior y Holoceno español con batracios son:

- Son Bauzá (Mallorca).

Generalidades: Ver BALLMANN y ADROVER (1970). Nos comunica además R. ADROVER (com. epist.) que es posible que en este yacimiento estén presentes dos niveles, el más antiguo del Pleistoceno medio. Los restos estudiados no pueden atribuirse a ninguno de éstos en concreto.

Tafocenosis: Brecha de relleno kárstico.

Fauna: Restos desarticulados.

Anuros: Discoglossidae: Baleaphryne muletensis nov.
gen. nov. spec.

- Cueva Muleta (Mallorca).

Generalidades: Ver WALDREN (1972). La cueva presenta diferentes niveles, datados mediante C^{14} y racemización de aminoácidos, del Pleistoceno superior y Holoceno con anfibios.

Tafocenosis: Depósito estratificado en cueva.

Fauna: Restos desarticulados.

Anuros. Discoglossidae: Baleaphryne muletensis nov.
gen. nov. spec.
Bufonidae : Bufo viridis.

- Cueva de las Hienas (Asturias).

Generalidades:

Yacimiento aún inédito descubierto por M. HOYOS

(I.L.M., Madrid). La fauna mastozoológica, aún en periodo de estudio, parece indicar una edad, dentro del Pleistoceno superior, muy temprana, y en todo caso anterior al Würm III-IV (M. HOYOS, com. personal).

Tafocenosis: A y B (sup.), brecha kárstica. A y B (inf), depósito estratificado.
Fauna: Restos desarticulados.

Anuros. Discoglossidae: Alytes obstetricans.

Ranidae: Rana temporaria.

Bufonidae: Bufo bufo.

Bufo calamita.

Urodelos. Salamandridae: Salamandra salamandra.

Triturus marmoratus.

Triturus sp.

Cf. Euproctus.

- Pedraza (Soria).

Generalidades: Yacimiento inédito en estudio por Santiago ALCALDE (I.L.M., Madrid).

Tafocenosis: Depósito en cueva.

Fauna: Restos desarticulados.

Anuros. Bufonidae: Bufo sp.

- Cueva Oscura (Asturias).

Generalidades: Ver FERNÁNDEZ RAPADO y MALLO VIESCA (1965).

Tafocenosis: Depósito en cueva.

Fauna: Restos desarticulados.

Urodelos. Salamandridae: Salamandra salamandra.

- Rincón de la Victoria (Málaga).

Generalidades: Yacimiento inédito, descubierto por M. HOYOS (I.L.M., Madrid). Se trata de un relleno kárstico de edad Pleistoceno terminal y de localización geográfica muy cercana a "El Higuerón" (ver anteriormente). Holoceno antiguo.

Tafocenosis: Depósito en cueva.

Fauna: Restos desarticulados.

Anura. Ranidae: Rana ridibunda.

- Cueva de los Huesos (Asturias).

Generalidades: Yacimiento inédito, descubierto por M. MALLO (Oviedo). La localidad, prospectada por M. HOYOS (I.L. M., Madrid), J.M. REY (Inst. "José de Acosta", Madrid) y nosotros, está situada en el municipio de Illas. Consiste en una pequeña cueva sobre diaclasa donde aparecen dos niveles con fósiles. El inferior ("nivel industria") tiene restos de industria paleolítica no precisable. El superior ("nivel negro") es claramente holoceno y está en parte contaminado por depósitos de egagrópilas actuales.

Tafocenosis: Depósito en cueva.

Fauna: Restos desarticulados.

Nivel industria. Anuros. Bufonidae: Bufo bufo.

Urodelos. Salamandridae: Salamandra salamandra.

Nivel negro. Anuros: Discoglossidae: Discoglossus pictus.

Ranidae: Rana temporaria.

- Cueva del Congosto (Guadalajara).

Generalidades: Ver ALBERDI, HOYOS y GARCIA (en prensa). Los restos de anfibios proceden sólo del nivel superior, ya claramente holoceno.

Tafocenosis: Depósito en cueva.

Fauna: Restos desarticulados.

Anuros. Ranidae: Rana sp.

6- Yacimientos no hispanos.

Las generalidades y faunas no batracológicas de los yacimientos europeos, cuyos restos de anfibios se describen con detalle en este trabajo, pueden encontrarse en las obras siguientes:

Oschiri (Cerdeña): DE BRUIJN y RUMKE (1974).

Kaap Pyla (Chipre): BOEKSCHOTEN y SONDAAR (1972).

Ghardalam (Malta): DE BRUIJN (1966 a).

Gaimersheim: Ver referencias en HERRE (1949).

Csarnotá : Ver referencias BOLKAY (1913), KRETZOI (1965).

Los restantes yacimientos de este tipo, no incluidos en la lista anterior, son aún inéditos, y están en estudio por el Dr. H. DE BRUIJN (Utrecht), quien amablemente nos ha proporcionado el material y la edad preliminar de estos restos. Salvo que se indique lo contrario, las tafocenosis corresponden a depósitos fluvio-lacustres o palustre-lacustres. Sus faunas batracológicas son (todos restos desarticulados):

Eoceno superior.

- Whitecliff Bay I (Inglaterra).

Pelobatidae: Eopelobates sp.

Salamandridae: Gen et spec. no determinado.

- Headon Hill (-1) (Inglaterra).

Palaeobatrachidae: Palaeobatrachus sp.

Pelobatidae: Eopelobates sp.

Salamandridae: Gén. et. spec. no determinado.

Oligoceno medio.

- Gaimersheim (Alemania). (Kárst).

Discoglossidae: Discoglossus sp.

Pelobatidae: Eopelobates sp.

Salamandridae: Salamandra sansaniensis.

Mioceno inferior.

- Oschiri (Cerdeña).

Discoglossidae: Discoglossus aff. sardus.

Salamandridae: Salamandrina terdigitata.

Mioceno medio.

- Sandelzhausen (Alemania). (Kárst).

Pelobatidae: Eopelobates sp.

Salamandridae: Triturus sp (grupo T. vulgaris).

Mioceno superior.

- Lefhon I (Grecia).

Discoglossidae: Latonia sp.

Ranidae: Rana sp., grupo de especies de R. esculenta.

- Ano Metochi 2 (Grecia).

Discoglossidae: Latonia sp.

Ranidae: Rana sp., grupo de especies de R. esculenta.

Hylidae: Hyla sp., grupo de especies de H. arborea.

Salamandridae: Gen et spec. no det.

- Pikermi 4 (Grecia).

Discoglossidae: Latonia sp.

Salamandridae: Triturus sp., grupo de T. vulgaris.

- Ano Metochi 3 (Grecia).

Discoglossidae: Latonia sp.

Pelobatidae: Cf. Pelobates.

Hylidae: Hyla sp., grupo de especies de H. arborea

Bufonidae: Bufo sp.

Ranidae: Rana sp., grupo de especies de R. esculenta.

Plioceno.

- Csarnotá (Hungría). (Kárst).

Bufonidae: Bufo viridis.

- Spilia 3 (Grecia).

Discoglossidae: Latonia sp.

Pelobatidae: Pelobates cf. syriacus.

Bufonidae: Bufo cf. viridis.

Ranidae: Rana sp.

Hylidae: Hyla sp., grupo de especies de H. arborea.

Pleistoceno.

- Tourkobounia (Grecia).

Bufonidae: Bufo viridis.

- Varkiza I (Grecia).

Bufonidae: Bufo viridis.

- Varkiza II (Grecia).

Bufonidae: Bufo viridis.

- Pili B (Córcega).

Bufonidae: Bufo viridis.

Ranidae: Rana sp.

Pelobatidae: Pelobates cultripes.

- Ghardalam (Malta).

Discoglossidae: Discoglossus aff. pictus.

Bufonidae: Bufo viridis.

- Kreta-Sitia II (Creta).

Ranidae: Rana sp., grupo de especies de R. esculenta.

- Silanus (Cerdeña).

Discoglossidae: Discoglossus cf. sardus.

- Kaap Pyla (Chipre).

Bufonidae: Bufo sp.

- Laghada B (Isla de Kos, Grecia).

Ranidae: Cf. Rana.

- Kaiafa (Grecia).

Hylidae: Hyla sp., grupo de especies de H. arborea.

Ranidae: Rana sp., grupo de especies de R. latastei.

Bufonidae: Bufo sp.

Salamandridae: Triturus sp.

- Tegelen (Holanda).

Ranidae: Rana cf. arvalis.
Rana sp.

Batracofaunas de más de 30 yacimientos franceses y alemanes han sido igualmente examinadas para este trabajo. Con respecto a los primeros, en su mayoría localidades clásicas, y aunque utilicemos la información en ellos conseguida, no serán objeto de descripción en detalle, por estar en periodo de estudio por otros investigadores (ver capítulo IV).

Con respecto a los yacimientos alemanes, sobre los que hemos realizado fundamentalmente revisiones directas de material ya publicado, remitimos a la bibliografía de los estudios originarios (que se ofrece en cada capítulo) para las generalidades de orden geológico y fauna no batracológica.

.7- Tipificación de las asociaciones de anfibios.

Aunque la bibliografía al respecto es prácticamente nula, hemos podido apreciar de forma muy clara que existe una asociación de determinadas formas taxonómicas con tipos de deposición concretos. Este hecho, que consideramos de importancia capital para el análisis biogeográfico, es más claro aún si se toman en consideración la cantidad relativa de las diversas formas taxonómicas. Si bien no creemos que en cuanto a los anfibios pueda realizarse actualmente una investigación de este tipo (con rigor cuantitativo) en el Terciario, no dejaremos de señalar que puede constituir una línea de trabajo muy fructífera para el futuro. A los efectos del presente estudio, nos bastará con tipificar de forma preliminar estas asociaciones.

En el texto anterior de este capítulo hemos señalado a grosso modo las condiciones de deposición: relleno de fisura kárstica (brechas), depósito estratificado en cueva, fluvio-lacustre y palustre-lacustre. Aunque la diferenciación entre las dos últimas es en ocasiones posible cuando se hacen intervenir también a las faunas de reptiles, no nos es útil de momento su distinción en cuanto a la interpretación de los batracios, por lo que las consideraremos conjuntamente.

Las asociaciones de anfibios con estas condiciones tafocenóticas son:

Brecha kárstica.

La mayor abundancia de restos de anuros suele corresponder con gran diferencia a los bufónidos, seguidos de los pelobátidos, y de Salamandra entre los urodelos. En menor grado suelen aparecer también discoglósidos (Latonia) y Pelodytes, así como Triturus, Chelotriton y Chioglossa, este último sólo conocido de este tipo de depósitos.

La presencia de ránidos es excepcional, y más rara aún la de paleobatrácidos.

Esta asociación es por supuesto variable, y queda modificada también en función de la edad, pues no siempre las formas mencionadas son coetáneas en el Terciario, y del área geográfica, pues como veremos existe una regionalización de los anfibios neógenos en las diversas etapas del Neógeno.

El conjunto de formas que definen una asociación kárstica corresponde taxonómicamente a las más terrestres de cada grupo. Su procedencia parece debida a causas heterogéneas, que por extrapolación de la fauna viviente se reduce a: llegada sin necesidad de invocar transporte secundario alguno (Bufo, Salamandra, quizás Chioglossa), por coprolitos de mamíferos (especialmente carnívoros) (Triturus, casi siempre T. marmoratus en el Neógeno; pelobátidos en parte), o por egagrópilas de Strigiformes (pelobátidos y los casos de ránidos).

Depósito estratificado en cueva.

Dos componentes son nítidamente diferenciables, también por extrapolación con la situación actual:

El grupo primero, que suele predominar, está compuesto por ránidos, y en el Holoceno y en la actualidad en España además por Discoglossus. Por similitud inequívoca con las capas que se forman actualmente (ver capítulo XII), estos restos proceden de egagrópilas de Strigiformes..

El segundo grupo está compuesto a base de Bufo, y cantidades pequeñas de Salamandra, para los que no es preciso invocar transporte secundario.

Este tipo de depósitos se conoce sólo en el Pleistoceno.

Palustre y afines.

Predominan claramente los anuros de la familia Ranidae o Palaeobatrachidae, aunque nunca en los mismos yacimientos con frecuencias similares, pues una u otra de estas familias

es mayoritaria. Aparecen muy escasos restos de adultos de otros grupos (generalmente Pelobatidae y Salamandridae). Hyla ha aparecido sólo, aunque muy minoritariamente, en depósitos de este tipo. También suele haber discoglósidos.

En los casos en que aparecen formas articuladas, son también frecuentes las fases juveniles de otros grupos (pelobátidos, discoglósidos, salamándridos), pero los adultos son escasos.

Aunque es una norma muy conveniente no utilizar datos de índole negativa (ausencias) para la elaboración de modelos biogeográficos, regla que seguiremos, la tipificación de estas asociaciones nos permitirá hacer excepción en dos casos, referidos a la ausencia de Bufo y Pelobates de los muchos yacimientos kársticos del Oligoceno de Quercy (capítulo XIII).

CAPITULO IV.

FAMILIA DISCOGLOSSIDAE.

1- INTRODUCCIÓN.

La familia Discoglossidae, objeto de este capítulo, constituye quizás el grupo más conflictivo en cuanto a su filogenia de entre todos los que se han conservado como fósiles en el Terciario europeo. Nuestra exposición se ajustará al esquema siguiente:

2- Los discoglósidos vivientes.

- 2.1- Diagnósis osteológica de la familia.
- 2.2- Formas vivientes.
- 2.3- Osteología comparada de los géneros actuales.
- 2.4- Variabilidad osteológica de Discoglossus pictus.
 - 2.4.1- Introducción, objetivos y necesidad de este estudio.
 - 2.4.2- Materiales y métodos.
 - 2.4.3- Descripción de los resultados.
 - 2.4.4- Conclusiones sobre la variabilidad y diferencias interpopulacionales.

3- Formas fósiles descritas.

- 3.1- Mesozoico.
- 3.2- Cenozoico.
- 3.3- Pleistoceno.

4- Análisis de yacimientos no hispanos.

- 4.1- El género Discoglossus en el Oligoceno.
- 4.2- El Neógeno francés.
- 4.3- Oschiri (Cerdeña).
- 4.4- El Neógeno griego.
- 4.5- Pleistoceno.

5- Discoglósidos del Neógeno español.

- 5.1- Navarrete del Rio (Teruel).
- 5.2- Can Llobateres (Barcelona).
- 5.3- Masía del Barbo II (Teruel).
- 5.4- El Arquillo II (Teruel).
- 5.5- Varios: Escobosa de Calatañazor O (Soria)
Salobreña (Granada).

6- Discoglósidos del Pleistoceno español.

- 6.1- Atapuerca (Burgos).
- 6.2- Arganda (Madrid).
- 6.3- Cueva de las Hienas (Asturias).
- 6.4- Pleistoceno balear.
- 6.5- Cueva de los Huesos (Asturias).

7- Taxonomía, filogenia y biogeografía de los discoglósidos.

- 7.1- Taxonomía.
- 7.2- Filogenia.
- 7.3- Biogeografía.

2- LOS DISCOGLÓSIDOS VIVIENTES.

2.1- DIAGNOSIS OSTEOLÓGICA DE LA FAMILIA DISCOGLOSSIDAE.

Los discoglósidos, debido al gran número de caracteres primitivos que poseen, son relativamente fáciles de diagnosticar, aunque su heterogeneidad interna es bastante alta. La necesidad de relacionar formas actuales con formas fósiles, de las que en general sólo se dispone de elementos esqueléticos, nos conduce a restringirnos a características osteológicas.

La diagnosis que adoptaremos aquí, está extraída de la ofrecida por LYNCH (1973), con exclusión de los caracteres que normalmente no pueden reconocerse en el registro fósil, así como de la tipología cotilar del atlas, por razones que se detallarán en este trabajo, y con la adición del número 16.

Los caracteres se han seleccionado atendiendo a dos criterios: su presencia constante entre los miembros de esta familia, y su variación en otros anuros. Este conjunto permite así diferenciar un discoglósido de cualquier otro anuro conocido.

Sin embargo, hemos de señalar que la "constancia" de estos caracteres no es absoluta, habiéndose citado anomalías que afectan a muchos de ellos (SASSERNÓ, 1889; MADEJ, 1965; SANCHÍZ y PÉREZ, 1974). Estas desviaciones se presentan también en otros anuros (véase por ejemplo HOWES, 1886, para Rana temporaria), y alcanzan inclusive a los caracteres considerados como "de rango más elevado". Así, por poner un ejemplo extremo, la recopilación bibliográfica de observaciones sobre desviaciones del número básico de 4 patas en anuros en condiciones naturales, efectuada por VAN VALEN (1974), muestra unas frecuencias de aparición realmente sorprendentes.

Más adelante nos ocuparemos de la discusión en detalle de las anomalías, pero debemos anticipar aquí que se ha detectado in constancia en los caracteres 1, 2, 3, 7, 13 y 16, todas ellas debidas a anquilosis entre diversos elementos. Sin embargo, estas anomalías se presentan siempre con discontinuidad, no habiendo una gradación en la variabilidad de la población ha cia ellas, y con frecuencias muy bajas. Por ello, son de fácil detección y no afectan a la utilidad taxonómica de la lista.

La presencia de estos caracteres, salvo excepciones, ha sido omitida en las descripciones de este capítulo, sobreentendiéndose pues su aparición en las piezas esqueléticas en que puedan ser observadas.

Características.

- 1- Ocho vértebras presacras.
- 2- Atlas no fusionado a V_2 .
- 3- Sacro no fusionado al urostilo.
- 4- Centra vertebrales opistocélicos.
- 5- Diapófisis sacras ensanchadas.
- 6- Procesos transversos en el urostilo.
- 7- Costillas libres hasta en adultos en V_2 , V_3 y V_4 .
- 8- Procesos transversos de V_6 a V_8 cortos.
- 9- Imbricación de arcos neurales.
- 10- Cintura escapular arcífera.
- 11- Escápula solapada anteriormente por la clavícula.
- 12- Fórmulas falangeales 2.2.3.3. y 2.2.3.4.3.
- 13- Huesos del tarso proximal libres.
- 14- Maxilar dentado.
- 15- Paraesfenoides con alas laterales.
- 16- Escápula corta y bicipital. (*)

(*) A excepción de Eodiscoglossus, que presenta cerrado el sinus interglenoidalis.

2.2- ESPECIES VIVIENTES DE DISCOGLÓSIDOS.

Los discoglósidos vivientes están representados únicamente por 10 (**) especies, agrupadas en 4 géneros, y con las siguientes distribuciones geográficas (MERTENS y WERMUTH, 1960; KNOEPFFLER, 1961; LIU, 1950; SALVADOR, 1974; (*)

Discoglossus.

Discoglossus pictus: Península ibérica a excepción de los Pirineos, País Vasco y Sur de la costa mediterránea. Sur de la costa mediterránea francesa. Costas norteafricanas al W de Túnez. Islas de Sicilia y Malta.

Discoglossus nigriventer. Descrita por MENDELSSOHN y STEINITZ (1943), y sólo conocida del lago Hula, en Palestina. Nos informa el Dr. WERNER (Zoological Museum, Hebrew University, Jerusalén; com. epist.) que por desgracia esta especie está actualmente extinta, por haber sido destruido su habitat.

Discoglossus sardus. Córcega, Cerdeña, Montecristo, Giglio, Port-Cros e Isla de Levant.

Alytes.

Alytes cisternasii. Cuencas del Tajo y Guadiana en la Península Ibérica.

Alytes obstetricans. SW de Europa, Marruecos, Algeria y Túnez.

* Véanse sinonimias en MERTENS y WERMUTH (1960) y GORHAM (1966).

** En este trabajo aportamos pruebas suplementarias para sostener la interpretación de Discoglossus sardus como especie diferente de D. pictus.

Bombina.

Bombina bombina. Gran parte de Europa, del W de Francia hasta los Urales.

Bombina variegata. Europa meridional con excepción de parte de Francia y la Peínsula Ibérica.

Bombina maxima. NE de Asia, desde Manchuria al golfo de Tonkín.

Bombina orientalis. Costa E de China, Corea e Indochina hasta el N de Vietnam.

Barbourula.

Barbourula busuangensis. Únicamente en la Isla Busuanga, en el archipiélago filipino.

2.3- OSTEOLOGÍA COMPARADA DE LOS GÉNEROS VIVIENTES.

Como quiera que modernamente las faunas batracológicas fósiles provienen en su mayoría de yacimientos excavados mediante la técnica del lavado y tamizado de sedimentos, los restos más frecuentes son piezas fragmentadas del esqueleto postcraneal, aunque excepcionalmente se hallan fragmentos craneales. Se hace pues necesario estudiar con gran detalle la osteología de las zonas susceptibles de comparación.

La tabla adjunta presenta esquemáticamente las diferencias en el esqueleto postcraneal entre los diversos géneros vivientes. Esta tabla se basa totalmente en observaciones personales.

En las láminas 4.1 y 4.2 se presentan de forma esquemática estas características.

OSTEOLOGÍA POSTCRANIAL COMPARADA DE LOS DISCOGLÓSIDOS VIVIENTES (I).

HUESO	#	CARACTERÍSTICA	Discoglossus	Alytes	Bombina	Barbourula
Atlas	1	Relación cotilar	II/III	III	I/II	
	2	Angulo entre ejes mayores cotilos	<180°	=180°	<180°	
	3	Cresta media ventral	Presente	Ausente	Ausente	
V ₂₋₉	4	Crestas neurapofisarias	Presentes	Presentes	Ausentes	
V ₂₋₄	5	Apices neurapofisarios sobrepasan nivel distal postzigapófisis	Si	No	No	
V ₈	6	Orientación procesos transversos	Ligeramente h. delante	Ligeramente h. delante	Muy hacia delante	
Sacro	7	Ensanchamiento alas	Poco	Bastante	Muy	
	8	Articulación urostilar	Bicondilar	Bicondilar	Monocondilar	Monocondilar
Urostilo	9	Cresta dorsal	Presente	Ausente	Ausente	
Escápula	10	Pars acromialis	Bien desarrollada	Bien desarrollada	Muy reducida	

OSTEOLOGÍA POSTCRANEAL COMPARADA DE LOS DISCOGLÓSIDOS VIVIENTES (II).

HUESO	#	CARACTERÍSTICA	Discoglossus	Alytes	Bombina	Barbourula
Coracoides	11	Extremo distal	Ensanchado	Ensanchado	Muy poco ensanchado	
	12	Curvatura media	No	No	Pronunciada	
Húmero	13	Fossa cubitus ventralis	Presente, lateralmente de limitada	Ausente	Presente, lateralmente abierta	
	14	Asimetría en la ubicación de la eminencia capitata	Marcada	Muy marcada	Muy poco marcada	
	15	Crista paraventralis	Desarrollada	Muy desarrollada	Rudimentaria o inexistente	
Radioulna	16	Fossa radii	Presente	Ausente	Presente	
Ilion	17	Cresta dorsal	Presente	Ausente	Ausente	Ausente
	18	Presencia tuber superius	Si	Si	No, solo en <u>B. maxima</u>	Si
	19	Tuber interiliaco	Desarrollado	Rudimentario	Desarrollado	Gigantesco
	20	Pars descendens	Pequeña	Pequeña	Rudimentaria	Ausente

LÁMINA 4.1-Discoglossus pictus.

- Figura 3: Urostilo. Norma dorsal.
Figura 5: Ilion izquierdo. Norma lateral externa.
Figura 8: Sacro. Norma ventral.

Alytes obstetricans.

- Figura 1: Urostilo. Norma dorsal.
Figura 9: Sacro. Norma ventral.

Alytes cisternasii.

- Figura 6: Ilion izquierdo. Norma lateral externa.
Figura 2: Urostilo. Norma dorsal.

Bombina orientalis.

- Figura 4: Urostilo. Norma dorsal.
Figura 11: Escápula, clavícula y coracoides derechos. Norma externa.
Figura 12: Atlas. Norma anterior.

Bombina variegata.

- Figura 7: Ilion izquierdo. Norma lateral externa.
Figura 10: Sacro. Norma ventral.
Figura 13: Atlas. Norma anterior.

Dibujos muy esquemáticos y de escalas muy desiguales.
Mediciones detalladas en el texto.

LAMINA 4.1

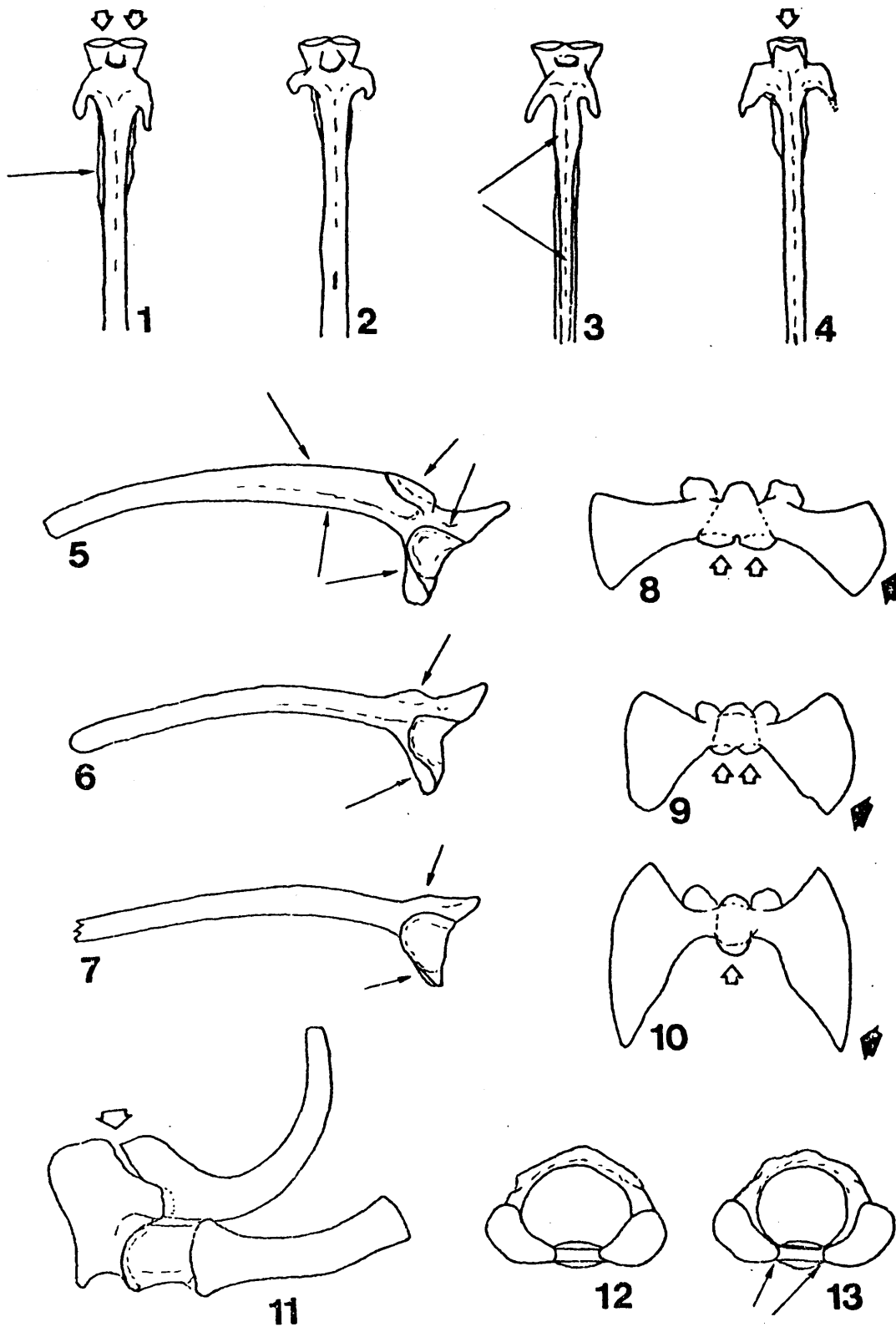
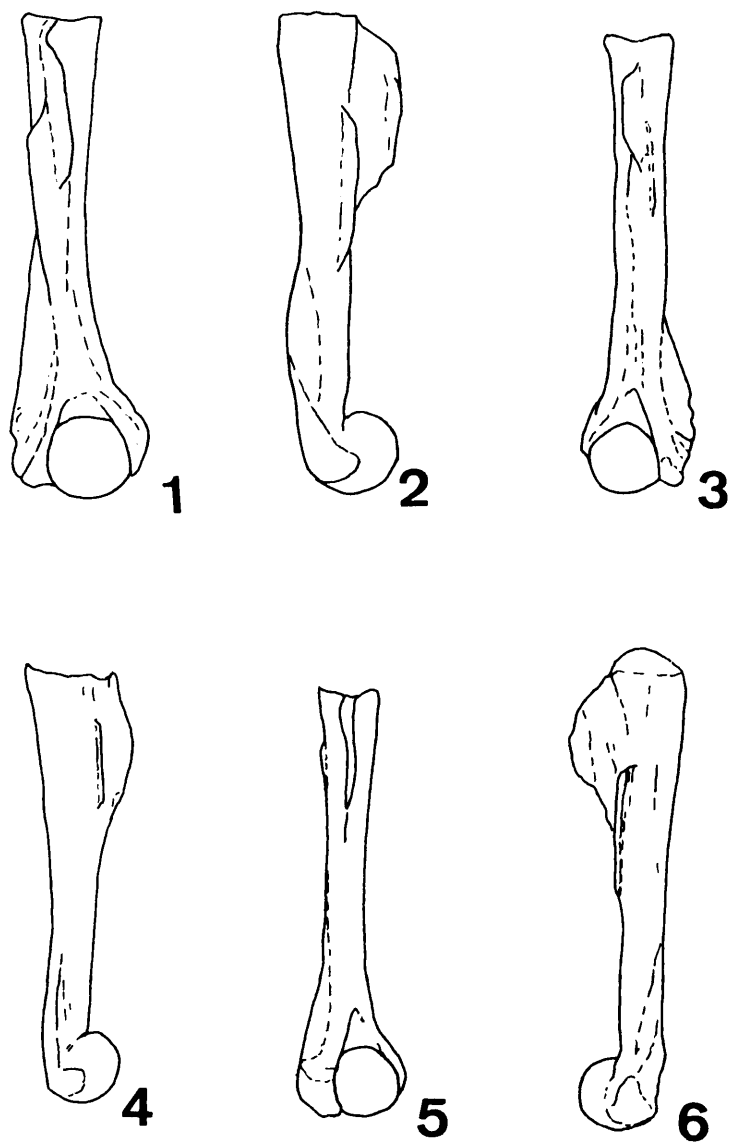


LÁMINA 4.2-

- Figuras 1 y 2. Discoglossus pictus. Húmero en normas ventral y lateral.
- Figuras 3 y 6. Bombina orientalis. Húmero en normas ventral y lateral.
- Figuras 5 y 4. Bombina variegata. Humeros en norma ventral y lateral.

LÁMINA 4.2.-

Por los caracteres que hemos visto, así como por otros que irán saliendo a lo largo de las secciones descriptivas de este capítulo, la diferenciación entre los diversos géneros de discoglósidos vivientes es prácticamente inmediata. Estos géneros presentan, como veremos a continuación, una gran homogeneidad interna.

Discoglossus

La osteología de este género se basa en la de la especie D. pictus, sobre la que se presenta también un estudio de su variabilidad a nivel de población. Como hemos indicado, D. nigriventer se ha extinguido hace menos de 30 años, y no es posible preparar el esqueleto de ninguno de los 3 individuos que se conservan. Gracias a la amabilidad del Dr. WERNER (Hebrew University of Jerusalem) hemos podido disponer de radiografías de dos de ellos (HUI-R 554 y 236, Zoological Museum, The Hebrew Univ., Jerusalén). Respecto a las causas de extinción, de ésta y otras especies israelíes, está actualmente trabajando el Dr ARBEL (com. epist.), de la citada universidad. Hasta donde puede ser observado en las radiografías, no se aprecian diferencias notables con respecto a las otras especies del género.

También osteológicamente similar a D. pictus, al menos postcranealmente, es la forma tirrénica D. sardus, cuya separación específica ha sido objeto de bastantes discusiones. En la descripción del yacimiento de Oschiri ofreceremos nuevos datos en apoyo a su validez como especie independiente de D. pictus.

El simple hecho de que D. pictus y D. sardus hayan sido considerados como pertenecientes a una misma especie, junto a la morfología externa (MENDELSSOHN y STEINITZ, 1943) y el análisis radiológico de D. nigriventer, son claros indicadores de la homogeneidad estructural del género.

Alytes.

La anatomía interna de Alytes cisternasii es prácticamente desconocida, y su osteología nunca ha sido tratada en detalle. Como esta especie, junto con A. obstetricans, son las únicas vivientes del género, nos parece indicado dar una pequeña comparación osteológica entre ambas, a fin de delimitar la variación genérica.

Alytes cisternasii es un endemismo ibérico, confinado casi exclusivamente a las cuencas del Tajo y Guadiana (SALVADOR, 1974). Esta especie está siendo estudiada en detalle por P. MENENDEZ DE LUARCA (Univ. Complutense), quien amablemente nos ha proporcionado el material esquelético necesario para este estudio preliminar.

Las diferencias entre ambas especies, en lo que se refiere al esqueleto postcraneal, pueden resumirse de la forma siguiente:

Atlas: Los cotilos de A. cisternasii son más cortos y redondeados, sin la alargada elipse de A. obstetricans. El espacio intercotilar es más prominente (norma ventral) en el endemismo ibérico. En ambas especies se presenta sin embargo una continuidad articular (tipo III) entre ambas facetas articulares, aunque la forma de conexión de A. cisternasii, con una W incipiente no parece similar a la unión sencilla de A. obstetricans. Estas diferencias se representan esquemáticamente en la lámina 4.3, figuras 7 y 8.

Vértebras presacras: Los procesos transversos de V_2 son proporcionalmente mucho más largos en A. cisternasii. Con el material de que se dispone, no hemos podido determinar en esta última especie la presencia de costillas.

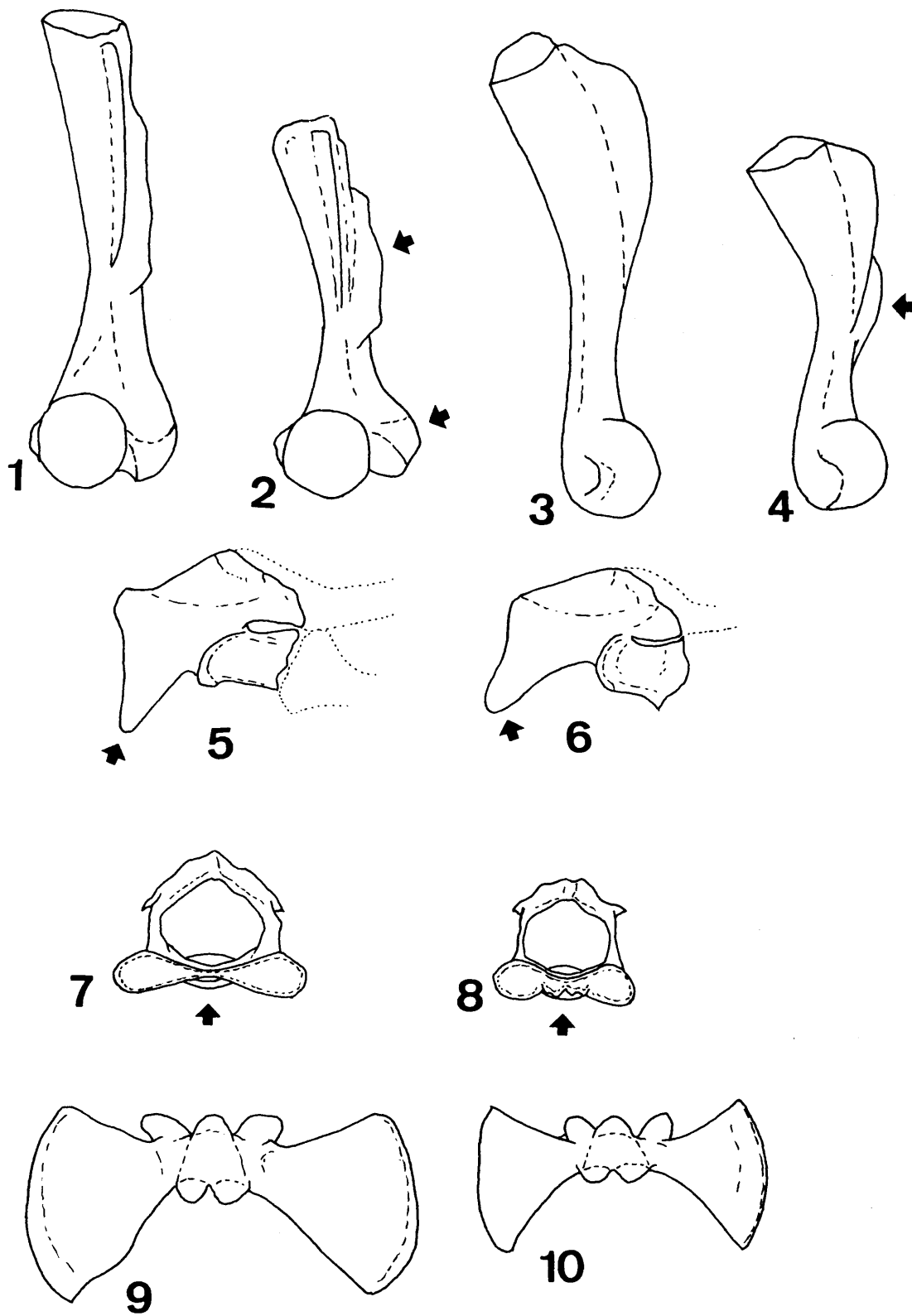
Los procesos transversos de V_3 son también proporcionalmente más largos en A. cisternasii. Presenta costillas, pro-

LÁMINA 4.3-Alytes obstetricans.

- Figuras 1 y 3: Húmero derecho. Normas ventral y lateral.
Figura 5: Escápula derecha. Norma externa.
Figura 7: Atlas. Norma anterior.
Figura 9: Sacro. Norma ventral.

Alytes cisternasii.

- Figuras 2 y 4: Húmero derecho. Normas ventral y lateral.
Figura 6: Escápula derecha. Norma externa.
Figura 8: Atlas. Norma anterior.
Figura 10: Sacro. Norma ventral.

LÁMINA 4.3.-

porcionalmente más cortas que en A. obstetricans, y carentes de procesos tuberculares.

Los procesos transversos de V_7 y V_8 tienen una inclinación hacia delante mucho menor que en A. obstetricans. Las de más vértebras, salvo en talla, son muy similares en ambas especies.

Sacro: Las diapófisis de A. cisternasii presentan bordes laterales más rectos, produciendo un aspecto más triangular. En el resto de características son muy similares (lám. 4.3, fig. 9 y 10).

Urostilo: Proporcionalmente más corto y robusto en A. cisternasii, lamina horizontalis ausente.

Húmero: Los húmeros de ambas especies son netamente distintos (lám. 4.3, fig 1 a 4). A. cisternasii presenta húmeros mucho más cortos y robustos, con curvatura de la diáfisis y "giro" de la posición de la eminentia capitata mucho más pronunciados. El epicóndilo ulnar es proporcionalmente mayor, y el grado de desarrollo relativo de la cresta paraventral sobrepasa a cualquier discoglósido conocido.

Esta morfología del húmero, con alto grado de torsión de la diáfisis y gran desarrollo de la cresta paraventral y del epicóndilo ulnar, es típico de anfibios cavadores, siendo ya clásica la convergencia de Alytes con Rhinophrynus (Rhinophrynidae), y al contrario que otros anuros como Pelobates cultripes, cuya especialización cavadora recae en el miembro posterior. El examen del húmero, y en menor medida de la radio-ulna, nos permite deducir que las costumbres cavadoras de esta forma deben ser incluso mayores que las ya grandes de A. obstetricans. Con respecto a este último, la comparación entre las subespecies A. obstetricans obstetricans y A. obstetricans boscai no muestra diferencias apreciables en series poco numerosas.

Ambas especies comparten numerosos rasgos de especialización en este elemento: Eminentia capitata muy grande, ausencia total de fossa cubitus ventralis, gran incurvación diafisaria, epicóndilo ulnar y cresta paraventral muy desarrolladas etc.

Radio-ulna: La radio-ulna de A. cisternasii es más corta y robusta, con ensanchamiento distal proporcionalmente mayor. Los comentarios expresados para el húmero pueden aplicarse a la radio-ulna.

Escápula: En A. cisternasii, los extremos de la pars acromialis y de la pars glenoidalis se fusionan, manteniéndose sin embargo separados proximalmente. Este carácter (Lám. 4.3, fig. 5 y 6) está sometido a una fuerte variación en otros discoglósidos. El margo posterior de A. cisternasii es más alargado en proporción que el de A. obstetricans, produciéndose una diferencia en el ángulo entre los m. posterior y suprascapularis de ambas especies.

Coracoides, ilion, fémur y tibiofíbula: Estos elementos son muy parecidos en ambas especies, siendo ligeramente más cortos y robustos en A. cisternasii.

Por todo ello, podemos concluir que Alytes cisternasii, como lo demuestra al menos la osteología postcraneal, es una especie válida y diferenciable de A. obstetricans. Ambas formas son osteológicamente muy similares, y salvo para los elementos del miembro anterior, se diferencian solo por el menor tamaño de A. cisternasii y su mayor robustez proporcional. En el miembro anterior se aprecia que A. cisternasii ha ido más lejos en la especialización cavadora propia del género.

Bombina.

Bombina es el género de discoglósidos con mayor número

de especies vivientes. Sin embargo, las diferencias osteológicas entre B. bombina, B. variegata y B. orientalis son muy de detalle, mostrando pues este género, al igual que otros pluriespecíficos de la familia, una notable homogeneidad. De la especie B. maxima sólo hemos contado con un reducido material (2 cráneos y un ilion), pero en lo observable ratifica esta homogeneidad, a excepción de su desarrollo de tuber superius ilíaco.

Barbourula.

Este género es monoespecífico. Su única especie, B. bu-suangensis, está muy mal representada en las colecciones museísticas, por lo que desgraciadamente sólo hemos podido disponer de un único ilion de todo el esqueleto de este animal. Los datos osteológicos recopilados, con esa única excepción, provienen pues de la literatura.

2.4- VARIABILIDAD OSTEOLÓGICA DE DISCOGLOSSUS PICTUS.

2.4.1- Introducción.

2.4.2- Materiales y métodos.

.1- Descripción de las poblaciones y métodos de preparación.

.2- Validez del material.

2.4.3- Descripción de los resultados.

.1- Atlas.

.2- Sacro.

.3- Urostilo.

.4- Escápula.

.5- Coracoides.

.6- Ilion.

.7- Isquion.

.8- Húmero.

.9- Radio-ulna.

.10- Fémur.

.11- Tibiofíbula.

.12- Fibular.

.13- Mandíbula.

.14- Frontoparietal.

2.4.4- Conclusiones sobre la variabilidad. Diferencias interpopulacionales.

2.4.1- INTRODUCCIÓN.

En esta sección trataremos de determinar la variabilidad osteológica de la especie Discoglossus pictus. Los objetivos que se pretenden pueden descomponerse de la forma siguiente:

Objetivos primarios.

En primer lugar se determinará la variabilidad de los caracteres cualitativos, es decir, de aquellos que por diversas razones no son susceptibles (absolutamente o en la práctica) de cuantificación. Estos caracteres pueden distribuirse en 3 grupos principales:

1- Caracteres cualitativos invariables, que no han mostrado variación en las muestras examinadas, siendo en cambio diferenciales con respecto a otras especies.

2- Caracteres cualitativos variables. En estos casos se describe la tipología que delimita la variación observada.

3- Anormalidades de origen patológico o traumático.

Con respecto a los caracteres cuantitativos, se delimitará el tamaño de las poblaciones para cada variante, así como las relaciones entre ellas.

Objetivos secundarios.

La consecución de los objetivos primarios ya reseñados nos lleva, mediante su comparación con otras formas taxonómicas, a estimar el grado de variabilidad de este género. Este grado nos servirá de base para el estudio comparativo de los tamaños de varios fósiles terciarios, así como para conferir un cierto grado de seguridad en la elección de los caracteres diagnósticos de las formas cercanas.

Necesidad de este estudio.

La variabilidad osteológica de esta especie es en gran parte desconocida. En general este tipo de estudios ha recibido muy poca atención en el pasado, y en concreto sobre los discoglósidos prácticamente sólo se cuenta con los datos de MADEJ (1965) sobre Bombina bombina y B. variegata.

Por otra parte, y siendo lo normal en Paleontología el recuperar únicamente fragmentos óseos, se hace indispensable el conocer la variabilidad no sólo de elementos completos, si no de áreas parciales de los mismos, a fin de hacer posible su comparación.

En el momento actual, estos datos de variabilidad son indispensables para la comprensión de las formas fósiles de esta familia. La elección de la especie Discoglossus pictus como base a inferir la variabilidad de un discoglósido, no es trivial ni está únicamente basada en la mayor facilidad práctica con que se obtiene el material, sino que responde a la misma naturaleza del registro fósil del terciario europeo.

Modernamente, y como veremos en otro apartado de este trabajo, se ha reconocido un grupo de formas fósiles (grupo Discoglossus sensu lato), basado en elementos desarticulados, que comparte con Discoglossus s.s. los caracteres que diferencian a éste de los otros géneros vivientes. Se acepta por otra parte que el grupo es heterogéneo, formado de especies y aun géneros distintos, como lo prueban el esqueleto craneal y los restos articulados. La fragmentación de este grupo, a todas luces necesaria si se pretende que el conocimiento de esta familia aumente, sólo es posible si se conoce con detalle la variabilidad de sus esqueletos. En ausencia de un registro fósil más numeroso, la aproximación más cercana con que se cuenta al respecto será la de la forma viviente de mayor similitud, que es precisamente D. pictus.

El detalle osteológico alcanzado mediante el examen de series numerosas de huesos sería innecesario si sólo se pretendiera separar las formas vivientes. Los cuatro géneros actuales, formas relictas de una familia claramente primitiva y antigua, están muy diferenciados entre sí, y como hemos visto forman unidades muy homogéneas cuya separación es inmediata.

El panorama es radicalmente distinto cuando se toman en consideración los fósiles. La relativa riqueza del registro fósil de esta familia requiere, en su interpretación sistemática y filogenética, un conocimiento preciso de su variabilidad.

Aún otro factor suplementario viene a agravar la dificultad de la Paleontología de los discoglósidos, y por lo tanto a justificar más la necesidad de este estudio de variabilidad en representantes actuales. Parte de los fósiles descritos se basan en ejemplares articulados, susceptibles únicamente de estudio bidimensional, mientras que otra gran fracción se basa en huesos sueltos, sin relación con otros, y cuyo estudio requiere un análisis tridimensional. En estos casos, el tamaño reviste particular importancia, siendo en ocasiones el único medio de intuir relaciones. Como los tamaños entre estas formas no pueden ser comparados directamente en muchos casos, es necesario comparar ambas con una tercera a fin de conocer sus tamaños relativos. Esta "tercera forma" debe tener proporciones entre sus diversos elementos o fragmentos lo más cercana posible a las otras dos para que el método sea válido. De nuevo, para los fósiles terciarios de esta familia, Discoglossus pictus es el más favorable.

2.4.2- MATERIALES Y MÉTODOS.

.1- Descripción de las poblaciones y métodos de preparación.

El material base de este estudio procede de la limpieza de egagrópilas de lechuga común (Tyto alba), recolectadas en las localidades siguientes:

Montefaro I. Monasterio de Montefaro (Coruña), al S. de la Ría del Ferrol. Las egagrópilas, relativamente frescas, estaban en su mayoría completas. Número mínimo de 166 individuos.

Cobas. Ermita hoy abandonada en el municipio de Cobas (Coruña). Número mínimo de 53 individuos.

Cueva de la Paloma. Situada en Soto de la Reguera, Asturias, donde se localiza también un yacimiento del Pleistoceno superior. Número mínimo de 38 individuos.

En estas dos últimas poblaciones las egagrópilas han perdido en su mayoría su individualidad, por destrucción del pelo aglutinante. Fueron extraídas mediante lavado y tamizado.

Como poblaciones suplementarias se han estudiado egagrópilas recientes de Campos (Asturias) y Cueva de los Huesos (Illas, Asturias).

Todo este material ha sido recolectado por nosotros, con excepción de las procedentes del valle de Campos, que lo fueron por el Dr. J.M. REY. Todas estas poblaciones están actualmente en estudio por este investigador, quien ofrecerá otros datos referentes al entorno ecológico, fauna de micromamíferos etc.

En todos los casos, una vez extraídos, los huesos fueron

limpiados con H_2O_2 diluido en agua al 10% en volumen. Este material se complementa con otros individuos no procedentes de egagrópilas, cuya lista se ofrece al final de esta obra.

.2- Validez del material.

Al provenir el material de la limpieza de egagrópilas, y al no haberse completado la muestra por otros métodos de captura, estas poblaciones no representan exactamente una muestra al azar de las vivientes en esas áreas. El grado de divergencia entre ambas, no sólo para D. pictus en este caso, sino para cualquier anfibio, es hasta donde tenemos noticias desconocido. Este grado de divergencia está basado en la selectividad ejecutada por Tyto alba.

Los objetivos de esta sección están encaminados a una comparación con poblaciones fósiles; por lo tanto, la validez de la comparación con muestras procedentes de egagrópilas se basa en que los procesos selectivos entre ambas son análogos. En lo referente al intervalo total de variación, la muestra es perfectamente válida, pues están representados todos los sexos y edades.

Los procesos selectivos y sus analogías entre el material procedente de egagrópilas y los fósiles, se puede concretar en los puntos siguientes:

1- En general, y según hemos comprobado mediante comparación con ejemplares preparados por otros métodos, el proceso digestivo de Tyto alba deja inalterado el tejido óseo y los cartílagos calcificados***, aunque suele desarticular completamente el esqueleto. Idéntico resultado se obtiene en proce

*** La calcificación de cartílagos epifisarios es muy poco frecuente en D. pictus, al contrario que en ránidos o bufónidos.

tos tafocenóticos.

2- La destrucción del pelo, principal aglutinante de la egagrópila, y su mezcla con las capas superiores del suelo, produce auténticas capas sedimentarias. En su proceso de formación, los huesos tienden a fragmentarse, al igual que en las tafocenosis, por los puntos característicos de máxima fragilidad.

Este proceso lo hemos seguido a través de varias de sus etapas. Las primeras están representadas por las poblaciones aquí estudiadas, una fase ulterior es el yacimiento holoceno de la Cueva de los Huesos, con mineralización parcial de los huesos, y una fase extrema está representada por la mayoría de los yacimientos del Pleistoceno superior cantábrico. La mayoría de los microvertebrados de yacimientos de cuevas del Pleistoceno tienen este origen, según ha podido demostrarse mediante técnicas cuidadosas de excavación (ej. ALTUNA, 1972). En estos casos, la comparación con poblaciones de egagrópilas actuales es claramente la más idónea posible.

3- Existen indicios, derivados del mismo examen de las presas, de que la lechuza muestra una cierta selectividad hacia la captura de formas juveniles. Esto parece debido a que los anfibios constituyen una presa ocasional (CHALINE et alii, 1974), cuyo máximo coincide con las épocas de salida del agua una vez completada la metamorfosis, cuando su abundancia es mayor (HERRERA, 1973). También aquí existe una analogía con algunos procesos tafocenóticos, especialmente de origen lacustre, pues estas épocas de abundancia también coinciden con las de máxima mortandad por otras causas y susceptibles de fosilizarse en esos ambientes. El yacimiento miocénico de Oschiri, que se estudia en este capítulo, es un ejemplo. Con todo, debe resaltarse que la analogía no es completa, y que hay casos en que una comparación con poblaciones de egagrópilas no es adecuada.

Dada la eficacia de Tyto alba al capturar anuros, no cre
mos exista selectividad acusada en relación a individuos lige
ramente patológicos.

El estudio de egagrópilas, en su componente batracológico,
co, presenta un campo de acción muy extenso, que en este tra-
bajo hemos restringido a entresacar únicamente los datos de
utilidad directa para la interpretación del registro fósil.
Otras líneas son sin embargo de gran interés, y confiamos po
der desarrollarlas en el futuro.

2.4.3- DESCRIPCIÓN DE LOS RESULTADOS.

.1- ATLAS.

Cavidades cotiloides.

Las superficies articulares al cráneo son alargadas e incurvadas hacia delante en su sector lateral. Sus ejes mayores forman entre sí ángulos menores de 180° .

La relación entre ambas cavidades cotiloides requiere una ligera discusión. LYNCH (1971) define tres tipos básicos de relación intercotilar en anuros, clasificación que utiliza también en 1973, y que es seguida por otros (ej. TRUEB, 1973). Según esta última autora, los tipos pueden definirse como sigue:

Tipo I: "Cup-like cotyles displaced laterally and thus widely separated from one another".

Tipo II. "Articulating surfaces are distinctly but narrowy separated. Separation may be emphasized by the presence of a deep notch between the cotyles".

Tipo III: "Cotyles are confluent and represent a single articular surface"

Estos autores consideran primitivo al tipo II y derivaciones especializadas a los I y III, a pesar de que los Ascaphidae presentan el III. También se hace constar la poca variación de esta tipología en unidades taxonómicas superiores. Así LYNCH (1973, : 144) afirma que "There is considerable intergeneric variation in this character among leptodactyloids, but the character appears to be diagnostic at the subfamily or tribe level in all families of frogs". Según estos autores, los discoglósidos poseerían en bloque el tipo II.

El examen osteológico realizado en este trabajo nos hace disenter en buena parte de estas opiniones. Los discoglósidos

como familia no tienen invariablemente un tipo II de atlas. Alytes presenta una estrecha continuidad articular, tanto en A. obstetricans como en A. cisternasii. Diversas formas terciarias, como Latonia sp. del yacimiento de Laugnac o Discoglossus de Oschiri, descritos aquí, presentan una marcada coalescencia con continuidad articular ancha. Bombina, en el otro extremo, presenta un espacio intercotilar muy ancho, y el límite entre los grupos I y II sólo puede ser definido por un índice.

La morfología normal, y con mucho la más frecuente en las poblaciones de Discoglossus pictus aquí examinadas, es ciertamente la correspondiente al tipo II. Se conocen sin embargo individuos de este género con el tipo III, como son los ejemplares # 50716 y 50717 de la colección del AMNH, que muestran continuidad articular. Este tipo III parece estar generalizado en D. sardus, al que probablemente correspondan los individuos antes citados.

En las tres poblaciones examinadas de D. pictus, la disposición intercotilar propia del tipo II varía hacia el tipo III básicamente de dos maneras:

1- Ambos cotilos se alargan hacia el sector medio de forma simétrica, con lo que el espacio intercotilar se reduce. Se observa una gradación en este proceso, hasta situaciones prácticamente de tangencia, aunque sin continuidad, entre ambos cotilos. Véase al respecto la variación de la medida 2.

2- De forma unilateral, una de las cavidades cotiloides expande su superficie articular hasta cubrir gran parte del espacio intercotilar (lám. 4.4, fig 2,3 y 4). Estas morfologías deben considerarse pseudopatológicas, pues producen una notable asimetría. En su interpretación debe hacerse intervenir al espacio intercotilar en si mismo, pues éste también varía desde ser una lámina relativamente fina dorso-ventralmen

te, hasta adquirir un notable grosor, siendo en estos últimos casos donde esta anomalía puede producirse. En un caso (lám. 4.4, fig. 1), esta faceta articular del espacio intercotilar se presenta a modo de isla, separada de ambos cotilos.

Estas estructuras anómalas aparecen con frecuencias muy altas: 20 % en Montefaro I (n 45), 15.38 % en La Paloma (n= 13) y 9.09 % en Cobas (n= 11).

Todo lo anterior está relacionado también con la estructura de la muesca intercotilar, cuya mera existencia sitúa los bordes mediales de los cotilos y el espacio intercotilar en dos niveles distintos, visibles especialmente en norma ventral. Con esta misma orientación hemos observado en D. pictus una gradación tipificable, que puede resumirse de la forma siguiente:

Consideremos un tipo A básico, que puede servirnos teóricamente como punto de partida. En él se aprecia en norma ventral que la muesca no es única, sino que existe un saliente en su centro que alcanza el borde anterior del atlas (lám. 4.4 fig. 6 y 7). Se producen así dos muescas simétricas de separación entre cotilos.

Desde este tipo A se observa variación en dos sentidos opuestos: En uno se disminuye el tubérculo central, que pasa paulatinamente de alcanzar el borde anterior del atlas a no existir, produciéndose entonces una muesca única (tipo B; lám. 4.4, fig. 8 y 9). En el caso opuesto, se mantiene el tubérculo central desarrollado, pero las muescas laterales se hacen progresivamente menos profundas, produciéndose en el caso extremo el tipo C, donde la muesca intercotilar ha desaparecido y los extremos mediales de los cotilos están unidos por un borde recto. En las especies otras que D. pictus, con tipo III, se presenta lógicamente sólo el tipo C de muesca intercotilar.

Las frecuencias, en % sobre individuos normales para el

carácter de bordes cotilares, son:

' Población	' n	' Tipo A	' Tipo B	' Tipo C
Montefaro I	36	44.44	50.00	5.55
La Paloma	11	45.45	36.36	18.18
Cobas	10	40.00	60.00	00.00

La atribución de ejemplares intermedios a uno de los tipos es en parte subjetiva. Se ha adoptado convencionalmente el criterio de longitud del tubérculo central sobrepasando o no la mitad de la profundidad de la muesca como indicación de tipo A o B.

En los individuos con anomalías para el borde cotilar, el tipo de muesca intercotilar queda modificada asimétricamente, con el lado correspondiente a la anomalía recto, sin muesca, mientras que el contrario presenta escotadura.

Para este carácter, así como para otros muchos, los discoglósidos presentan una mayor variabilidad que la observada en familias más "especializadas" de anuros, como bufónidos o ránidos.

Cresta ventral.

El atlas de Discoglossus pictus presenta un valle o depresión longitudinal en su cara ventral. En su centro se desarrolla una cresta media. La presencia de esta cresta es constante en la muestra examinada (total 69 individuos). Como en otros géneros de la familia esta estructura no existe en absoluto (Bombina, Alytes) creemos constituye un carácter taxonómico válido.

Si bien su presencia parece constante en todos los miembros del género, actuales o fósiles, su desarrollo es en cam-

LÁMINA 4.4

Discoglossus pictus.

Atlas.

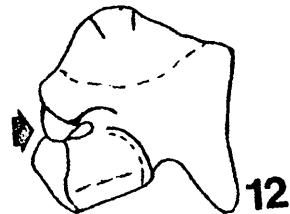
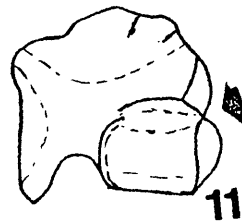
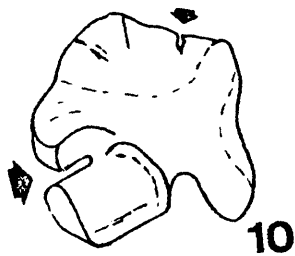
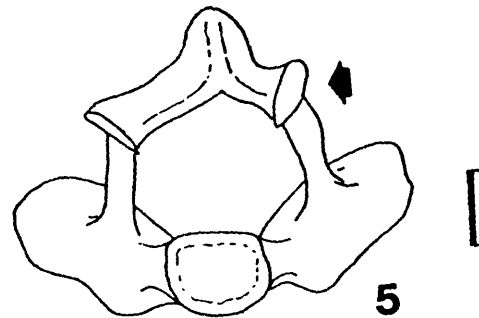
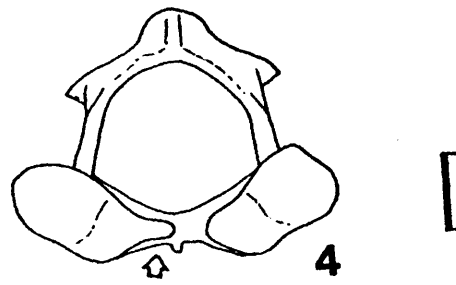
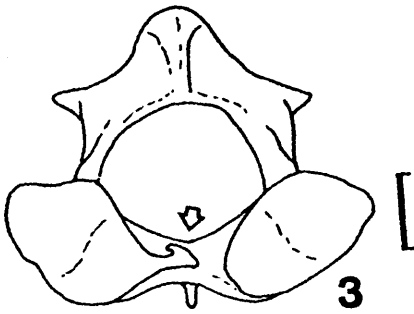
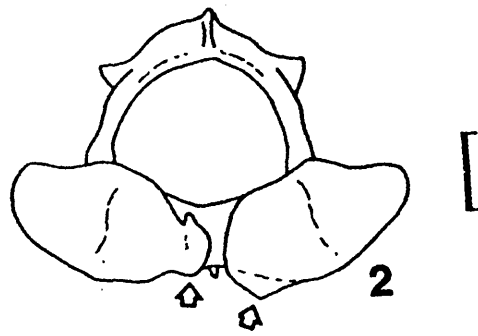
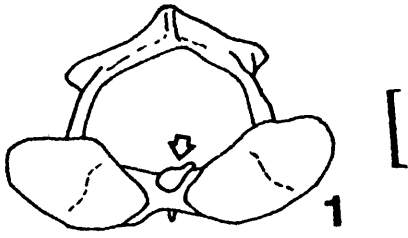
Figuras 1-5: Montefaro I. Patología cotilar.
Norma anterior.

Figuras 6-9: Montefaro I. Tipología del espacio in
tercotilar. Norma ventral.

Escápulas.

Figuras 10-12: Anomalías. Norma externa.
10 y 12 : Población de Cobas.
11: Población de La Paloma.

LAMINA 4.4



bio muy variable. La cresta media longitudinal parece ligada en esta familia de forma total a la depresión ventral del atlas, pues en las formas no crestadas tienen plano el sector ventral.

Neurapófisis.

El desarrollo y morfología de la neurapófisis es extremadamente variable en las muestras examinadas. La neurapófisis puede ser rudimentaria o formar una gran cresta, con toda una gama intermedia no susceptible de tipificación, de cuantificación muy difícil en la práctica, y aparentemente no ligada especialmente a factores de edad.

Patología.

Aparte de los casos ya mencionados para los bordes cotilares, se han detectado las siguientes malformaciones:

- | | |
|-----------------------|----------------------------------------|
| 1- Fusión V_1-V_2 . | Montefaro I: 1 caso (n = 45; 2.22 %). |
| | La Paloma : 2 casos (n = 13; 15.38 %). |
| | Cobas : No detectados. |

2- Fuerte asimetría en la orientación de las postzigapófisis: Un caso en Montefaro I (n = 45), no asociado a otras malformaciones (2.22 %; lám. 4.4, fig. 5).

DISCOGLOSSUS PICTUS. MEDIDAS DEL ATLAS.

MEDIDA	MONTEFARO	I LA PALOMA	COBAS
1- Anch. cotilo.			
N	45	12	11
\bar{x}	1.84	1.75	1.81
S	0.258	0.204	0.293
I obs	1.36-2.47	1.50-2.11	1.18-2.30
V	13.97	11.62	16.15
2- Anch. espacio inter-cotilar.			
N	36	8	10
\bar{x}	0.65	0.72	0.72
S	0.144	0.112	0.142
I obs	0.37-0.91	0.55-0.88	0.47-0.94
V	21.54	15.54	20.71
3- Altura techo canal neural.			
N	41	11	8
\bar{x}	2.50	2.46	2.47
S	0.224	0.218	0.359
I obs	2.04-3.09	2.25-2.98	1.79-2.96
V	8.96	8.86	14.54
4- Anch. máxima centrum.			
N	43	12	10
\bar{x}	4.27	4.18	4.34
S	0.478	0.389	0.555
I obs	3.21-5.28	3.63-4.82	3.20-5.25
V	11.21	9.33	12.79
5- Long. máxima centrum.			
N	43	12	11
\bar{x}	2.35	2.25	2.45
S	0.389	0.294	0.516
I obs	1.68-3.04	1.77-2.75	1.48-3.31
V	16.59	13.07	21.03

DISCOGLOSSUS PICTUS. MEDIDAS DEL ATLAS (CONT.).

' MEDIDA	' MONTEFARO I	' LA PALOMA	' COBAS
6- Altura co-tilar.	42	12	11
N	42	12	11
\bar{x}	1.41	1.48	1.49
S	0.178	0.196	0.278
I obs	1.08-1.86	1.21-1.80	1.01-1.96
V	12.66	13.24	18.63

COEFICIENTES DE CORRELACIÓN. *Discoglossus pictus*. ATLAS.

		1	2	3	4	5	6
1 Montefaro	---	-0.15	0.77	0.93	0.91	0.80	
n		36	41	43	43	42	
Cobas	---	-0.25	0.95	0.95	0.95	0.89	
n		9	7	10	10	10	
Paloma	---	0.71	0.69	0.92	0.83	0.78	
n		8	11	12	12	12	
2 Montefaro	000	---	0.05	0.13	-0.06	-0.03	
n			32	35	34	35	
Cobas	000	---	-0.02	0.01	-0.08	0.06	
n			7	9	10	9	
Paloma	0	---	0.79	0.67	0.52	0.44	
n			7	8	8	8	
3 Montefaro	XXX	000	---	0.82	0.85	0.65	
n				40	41	39	
Cobas	XXX	000	---	0.98	0.98	0.96	
n				7	8	7	
Paloma	X	0	---	0.77	0.83	0.88	
n				11	11	11	
4 Montefaro	XXX	000	XXX	---	0.92	0.81	
n					42	42	
Cobas	XXX	000	XXX	---	0.96	0.95	
n					10	10	
Paloma	XXX	000	XXX	---	0.95	0.83	
n					12	12	
5 Montefaro	XXX	000	XXX	XXX	---	0.83	
n						41	
Cobas	XXX	000	XXX	XXX	---	0.95	
n						10	
Paloma	XXX	000	XXX	XXX	---	0.87	
n						12	
6 Montefaro	XXX	000	XXX	XXX	XXX	---	
Cobas	XXX	000	XXX	XXX	XXX	---	
Paloma	XXX	000	XXX	XXX	XXX	---	

Medidas: 1- Anchura cotilo.

2- Anchura espacio intercotilar.

3- Altura techo canal neural.

4- Anchura máxima centrum.

5- Longitud máxima centrum.

6- Altura cotilo.

Simbolos: 000: No difiere significativamente de 0 (95%).

0 : Idem al 99%, pero si al 95%.

XXX: Correlación positiva (99 %).

X : Idem al 95 %, pero no al 99 %.

DISCOGLOSSUS PICTUS. COMPARACIÓN DE MEDIAS. ATLAS.

MEDIDAS	MONTEFARO I LA PALOMA	MONTEFARO I COBAS	LA PALOMA COBAS
<hr/>			
Anchura cotilar			
t	1.116	0.337	0.574
↘	55	54	21
P	0.2-0.3	0.7-0.8	0.5-0.6
Anchura espa- cio intercoti- lar.			
t	1.287	1.364	0.000
↘	42	44	16
P	0.2-0.3	0.1-0.2	1
Altura cotilar.			
t	1.175	1.172	0.100
↘	52	51	21
P	0.2-0.3	0.2-0.3	>0.9
Altura al techo canal neural.			
t	0.529	0.312	0.076
↘	50	47	17
P	0.6	0.7-0.8	>0.9
Anchura máxima del centrum.			
t	0.598	0.405	0.793
↘	53	51	20
P	0.5-0.6	0.6-0.7	0.4-0.5
Longitud máxi- ma del centrum.			
t	0.825	0.711	1.155
↘	53	52	21
P	0.4-0.5	0.4-0.5	0.2-0.3
<hr/>			

.2- SACRO.

El sacro de Discoglossus pictus, al igual que en todas las especies del grupo "Discoglossus sensu lato" (ver sección 3 de este capítulo), presenta un ensanchamiento distal de las diapófisis poco desarrollado. Comparese al respecto en la lám. 4.1 la morfología de los géneros vivientes. La relación entre las medidas 2 y 3 con la 4 permite cuantificar este aspecto.

En norma ventral el contorno del centrum es invariablemente cercano al triángulo equilátero, siendo el cóndilo anterior solo muy ligeramente superior en tamaño a cada uno de los posteriores, en contraste con la situación normal en ránidos o microhílidos, y en menor medida Alytes, donde el cóndilo anterior es mucho mayor. Los tres cóndilos se presentan en un mismo plano.

El desarrollo de la neurapófisis, incluyendo la cresta transversa, y de la fovea muscularis posterior es muy variable, y no susceptibles de cuantificación o tipificación. La utilidad taxonómica de estos caracteres es escasa.

Si bien el sacro es un elemento de utilidad taxonómica considerable en los niveles de tribu y subfamilia, su utilidad intratribal es pequeña y la intragenérica casi nula.

Anomalías.

1- Presencia de postzigapófisis derecha, asociada a fusión entre ambos cóndilos posteriores. Un caso en Montefaro I (n:59; 1.69 %).

2- Arco neural dorsalmente abierto. Cuatro casos en Montefaro I y 1 en Cobas, frecuencias de 6.78 % y 2.38 % respectivamente.

3- Fusión al urostilo. Un caso en La Paloma (4.17 %).

4- Fusión V₈-V₉. Un caso en Cobas (2.38 %).

5- Fuerte asimetría de prezigapófisis y diapófisis: Un caso en Cobas (2.38 %).

6- Pequeñas exóstosis en cóndilos: Cobas, un caso en cóndilo posterior (2.38 %) y dos en el anterior (4.76 %).

DISCOGLOSSUS PICTUS. MEDIDAS DEL SACRO.

MEDIDAS	MONTEFARO I	LA PALOMA	COBAS
1- Anchura máxima del centrum.			
N	58	19	34
\bar{x}	2.09	2.18	2.08
S	0.252	0.187	0.246
I obs	1.65-2.81	1.85-2.65	1.56-2.67
V	12.09	8.58	11.81
2- Longitud máxima del centrum.			
N	58	18	37
\bar{x}	2.01	2.02	2.02
S	0.285	0.165	0.287
I obs	1.46-2.66	1.67-2.28	1.42-2.80
V	14.16	8.17	14.17
3- Anchura total máxima.			
N	24	7	9
\bar{x}	8.25	8.84	9.05
S	1.431	0.737	0.599
I obs	5.23-11.19	7.75-9.56	8.00-9.87
V	17.35	8.34	6.62
4- Longitud máxima diapófisis.			
N	28	11	17
\bar{x}	2.69	3.06	2.98
S	0.620	0.778	0.422
I obs	1.49-3.88	1.96-3.92	2.24-3.78
V	23.06	25.42	14.17

COEFICIENTES DE CORRELACIÓN. *Discoglossus pictus*. SACRO.

	'	1	'	n	2	'	n	3	'	n	4	'
1 Montefaro	---		58	0.81	23	0.92	27	0.89				
Cobas	---		33	0.72	08	0.55	16	0.42				
La Paloma	---		18	0.61	07	0.72	09	0.80				
2 Montefaro	XXX		---		23	0.93	27	0.92				
Cobas	XXX		---		09	0.38	17	0.40				
La Paloma	XXX		---		07	0.48	09	0.59				
3 Montefaro	XXX		XXX		---		24	0.96				
Cobas	000		000		---		08	0.53				
La Paloma	000		000		---		06	0.45				
4 Montefaro	XXX		XXX		XXX		---					
Cobas	000		000		000		---					
La Paloma	XXX		000		000		---					

Medidas: 1- Anchura máxima cóndilos posteriores.

2- Longitud centrum.

3- Anchura total.

4- Longitud máxima ala.

Símbolos: Ver coeficientes correlación del atlas.

DISCOGLOSSUS PICTUS. COMPARACIÓN DE MEDIAS. SACRO.

MEDIDAS	MONTEFARO I LA PALOMA	MONTEFARO I COBAS	LA PALOMA COBAS
<hr/>			
Anchura máxima del centrum.			
t	1.430	0.185	1.538
✓	75	90	51
P	0.1-0.2	0.8-0.9	0.1-0.2
Longitud máxi- ma del centrum.			
t	0.141	0.166	0.000
✓	74	93	53
P	0.8-0.9	0.8-0.9	1
Anchura total máxima.			
t	1.042	1.612	0.630
✓	29	31	14
P	0.3-0.4	0.1-0.2	0.5
Longitud máxi- ma diapófisis.			
t	1.560	1.700	0.353
✓	37	43	26
P	0.1-0.2	0.05-0.1	0.7-0.8
<hr/>			

.3- UROSTILO.

El urostilo, derivado de la fusión de parte del conjunto vertebral caudal, es una estructura sui generis para los anuros. Dentro de los discoglósidos su morfología presenta un gran interés en los planos taxonómico y filogenético. Veamos por separado las distintas regiones del urostilo de D. pictus.

Articulación al sacro.

El urostilo de D. pictus es invariablemente bicotilar en individuos sin malformaciones, condición común a todos los miembros de la subfamilia.

Ambos cotilos tienen forma subcircular, muy ligeramente más anchos que altos, y su relación funcional mútua puede ser resumida en tres tipos:

Tipo I. Las cavidades cotiloides son tangentes entre sí, no produciéndose continuidad articular (lám. 4.5, fig 8).

Tipo II. Las cavidades cotiloides presentan continuidad articular (lám. 4.5, fig. 7 y 5).

Tipo III. Las cavidades cotiloides no son tangentes, sino que están separadas por un espacio intercotilar muy pequeño. (lám. 4.5, fig. 6).

Las frecuencias de estos tres tipos en las poblaciones estudiadas son muy similares, dato este de difícil explicación en el caso de que no se trate de un dimorfismo sexual.

' Población '	N	'Tipo I %	' Tipo II %	'Tipo III % '
Montefaro I	134	61.94	26.12	11.94
La Paloma	26	61.54	30.77	7.69
Cobas	50	66.00	26.00	8.00

Veamos ahora si existe relación entre la talla, y por ende la edad, y el tipo de relación cotilar. A tal efecto utilizaremos la anchura máxima de los cotilos como medida indicadora de la talla. En Montefaro I las subpoblaciones para esta medida, según el tipo de relación cotilar, se distribuyen de la siguiente manera:

	' Tipo I	' Tipo II	' Tipo III '
N	74	35	16
\bar{x}	2.10	2.09	1.94
S	0.29	0.29	0.28

La comparación entre las subpoblaciones tipos I y II mediante el test de la "t" de Student proporciona una probabilidad comprendida entre el 80 y el 90 % de que las diferencias sean debidas al azar del muestreo. No existe pues relación, estadísticamente significativa, entre la presencia de una condición cotilar I o II y la anchura máxima de los cotilos.

La comparación entre las subpoblaciones I y III por el mismo método, proporciona una probabilidad comprendida entre el 2 y el 5 % de que las diferencias sean debidas al azar. En este caso por lo tanto la subpoblación con el tipo III es de talla significativamente menor.

Este último resultado viene fortalecido por la observación de que los individuos con ese tipo no tangente de relación cotilar tienen forámenes de V_{10} de talla muy grande, lo que constituye una característica típicamente juvenil.

Por todo ello podemos concluir que este tipo III probablemente es solo un predecesor en el desarrollo de los I y II.

Si bien claramente el tipo II no constituye una articula-

ción monocondilar, si muestra en cierto sentido una tendencia hacia ésta, marcando al menos la posibilidad teórica de tal derivación. Los anuros presentan articulaciones sacro-urostilares de tres tipos básicos: monocondilar, bicondilar y fusión. Esta última condición parece claramente derivada, tanto desde un predecesor filogenético con uno o con dos coti-los. Las relaciones entre las dos primeras son inciertas (ver TRUEB, 1973; LYNCH, 1973; y este capítulo), y probablemente se hayan dado tránsitos en ambos sentidos. Al respecto cabe resaltar que los discoglósidos son la única familia que presenta miembros con ambos tipos bien delimitados.

El carácter claramente mono- o bicotilar permite separar subfamilias en Discoglossidae, pero las pequeñas modificaciones de la condición bicotilar en D. pictus según los tipos I, II o III, no parece de lo expuesto que constituya un carácter de utilidad taxonómica al nivel específico o genérico en discoglosinos.

Procesos transversos.

El urostilo de D. pictus, y aparentemente el de todos los discoglósidos, presenta un par de procesos transversos en situación anterior y correspondientes teóricamente a V_{10} .

La constancia en su presencia parece absoluta. En adición a los 218 urostilos estudiados en total entre Montefaro I, La Paloma y Cobas, se examinaron también en Campos (Asturias) un total de 497 (SANCHÍZ y PÉREZ, 1974), y en ninguna de estas poblaciones se ha presentado un simple caso de ausencia de esta estructura.

Sin embargo, la forma y el desarrollo relativo de estos procesos es altamente variable, y no susceptible de cuantificación o tipificación. Pueden presentarse con forma tendente hacia la "paleta", aunque en general aparecen con forma de agujas, no tan finas sin embargo como las de Bombina.

La presencia esporádica de un segundo par de procesos transversos será tratada en la sección de anomalías.

Cresta dorsal.

El género Discoglossus, al contrario que los otros discoglósidos vivientes, presenta de forma constante una cresta dorsal desarrollada en el urostilo.

La altura mayor de esta cresta corresponde al sector proximal, desde donde decrece paulatinamente, no alcanzando el nivel distal del hueso. El final distal de la cresta corresponde aproximadamente con la posición de la abertura dorsal final del canal neural. La presencia de esta terminación abierta, así como la existencia de un foramen en el sector proximal, fué descrita ya por NICHOLLS (1915) en Rana.

En el caso de D. pictus la cresta dorsal puede estar cerrada en toda su longitud hasta el foramen final (1.48 % de los casos en Montefaro I, n 135), pero normalmente se presenta abierta en toda su longitud (85.93 % en Montefaro I; lám. 4.5, fig. 1,2 y 3), o a tramos discontinuos (12.59 %; lám. 4.5, fig. 4).

A estos tipos de abertura de la cresta dorsal corresponde en asociación una tipología del arco neural de V_{10} . Este último puede presentarse cerrado dorsalmente (67.91 % en Montefaro I, n 134), abierto, y no debido a rotura postmortem (22.39 %; lám. 4.5, fig. 1 y 3), o cerrado con un foramen posterior (9.70 %; lám. 4.5, fig. 2 y 4).

La tabla de la página siguiente muestra la asociación entre ambas características morfológicas:

		CRESTA DORSAL			n
		Abierta	Cerrada	Tramos	
A R C O N E U R A L	Abierto	30 (25.75)	0 (0.45)	0 (3.81)	30
	Cerrado	76 (78.10)	1 (1.36)	14 (11.54)	91
	Tramos	9 (11.16)	1 (0.19)	3 (1.65)	13
n		115	2	17	134

() Frecuencia teórica azar.

El test de la χ^2 indica una probabilidad comprendida entre los 2.5 y 5 % de que las desviaciones sean debidas al azar del muestreo, lo que muestra que la asociación entre ambos caracteres es estadísticamente significativa.

La presencia de un arco neural abierto (no osificado) es ciertamente sorprendente, por lo que interesaría delimitar si se trata de un caracter juvenil o no. Utilizando de nuevo la anchura máxima de los cotilos como indicadora de la talla, las subpoblaciones de Montefaro I según la abertura-cierre del arco neural se caracterizan como sigue:

	Abierto	Cerrado
N	29	82
\bar{x}	2.09	2.07
S	0.32	0.27

LÁMINA 4.5-

Discoglossus pictus.

Población de Cobas.

Figuras 1, 2, 3, 4, 9 y 10:

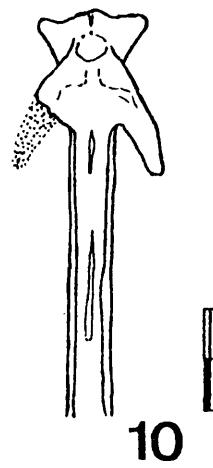
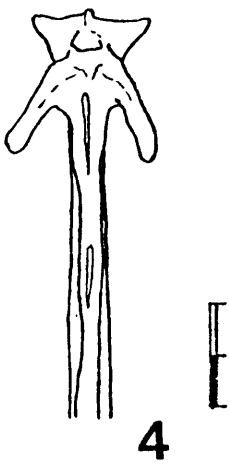
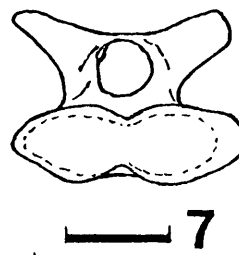
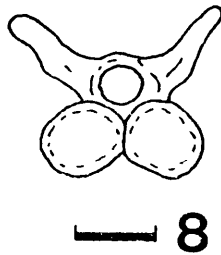
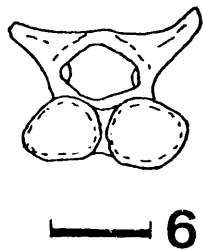
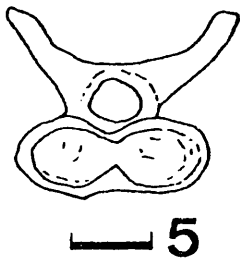
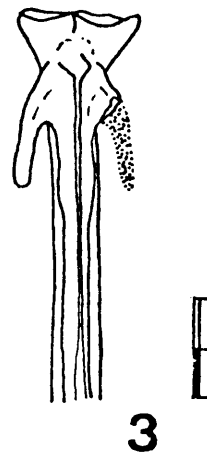
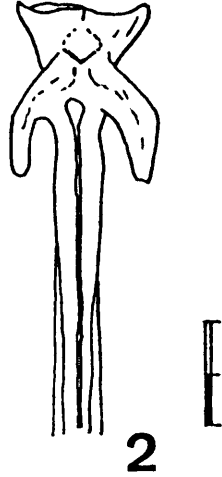
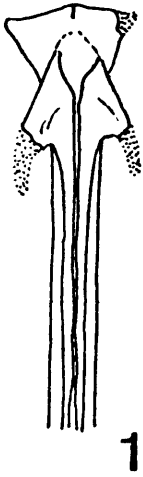
Tipología de la "condición abierta" de la cresta dorsal y del arco neural de la primera vértebra postsacra.

Figuras 5, 6, 7 y 8:

Tipología de la relación entre cavidades cotilares.

8: tipo I; 5 y 7: tipo II; 6: tipo 3.

LAMINA 4.5



Comparadas las medias de estas subpoblaciones mediante el test de la "t" de Student, se obtiene una probabilidad comprendida entre el 70 y el 80 % de que las diferencias sean debidas al azar del muestreo. No parece por lo tanto que esta condición de "arco neural abierto" esté asociada a la talla, ni por lo tanto presumiblemente a la edad.

No hemos encontrado entre los fósiles examinados en este trabajo ninguno con esta condición, aunque la probabilidad de que fosilize una estructura tan frágil es ciertamente pequeña. La significación de esta característica en el plano funcional es desconocida.

Anomalías.

Procesos transversos de V_{11} .

En las tres poblaciones examinadas han aparecido urosti los con un segundo par de procesos transversos, correspondientes teóricamente a V_{11} . En otros casos, y en la misma zona, se desarrolla una lámina lateral, de forma generalmente alargada. Las frecuencias de ambas estructuras son muy variables entre las diversas poblaciones:

POBLACIÓN	N	PROC. TRANS.		LÁMINAS	
		n	%	n	%
Montefaro I	136	3	2.21	6	4.41
La Paloma	29	2	6.90	2	6.90
Cobas	53	5	9.43	3	5.66

La presencia de esta estructura es pues muy rara en D. pictus, debiendo considerarse como puramente accidental, y siendo característico de la especie el no presentarlos, al igual que en D. sardus y presumiblemente D. nigriventer, en

cuyas fotografías no aparece. Se conoce, igualmente como anomalía, en Bombina (SASSERNÓ, 1889), y en varios miembros fósiles de la familia, habiéndose citado en una ocasión la presencia de un tercer par (VERGNAUD-GRAZZINI, 1970).

La presencia de un segundo par de procesos transversos no constituye en esencia más que una condición extrema de la posesión de una lámina en el sector lateral de V_{11} . El techo dorsal de estos urostilos (lamina horizontalis de FEJÉRVÁRY, 1917) puede desarrollar unas crestas laterales, perpendiculares al plano sagital. Cuando dichas crestas se circunscriben al sector V_{11} , como en los casos cuyas frecuencias hemos citado, la diferencia con respecto a los procesos transversos es puramente de grado, constituyendo el eslabón inferior de la variabilidad de esta anomalía.

Si bien raro en D. pictus, la frecuencia de aparición de esta lámina es mucho mayor en los géneros vivientes Alytes y Bombina, así como en algunos Latonia entre los fósiles. En este último género de forma aparentemente común, y en Alytes y Bombina de forma variable, esta lámina no se circunscribe al sector de V_{11} , sino que se continúa (si bien decreciendo paulatinamente) hasta el tercio distal del hueso. En las descripciones de este trabajo nos referiremos a esto como "crestas laterales longitudinales", y serán tratadas con mayor detalle en el capítulo correspondiente a la familia Pelobatidae. Estas crestas no se presentan desarrolladas en las especies de Discoglossus, salvo de forma anómala poco frecuente, aunque a veces un reborde rudimentario puede ser visto a la luz incidental con mayor frecuencia.

Es posible que este carácter tenga importancia taxonómica dentro de la subfamilia, aunque la carencia de descripciones de varios miembros del género Latonia impide asegurarlo. En todo caso, y como veremos en la sección descriptiva de este capítulo, parecen presentarse de forma constante en varios grupos, pero su variabilidad debe considerarse de momento como excesivamente alta como para constituir un criterio compro

bado de utilidad en muestras poco numerosas.

Fusiones.

Se ha detectado un caso de fusión múltiple en La Paloma ($n = 29$), afectando a V_8 - V_9 -urostilo. En el segmento V_8 - V_9 se presenta además una proliferación ósea en el lado izquierdo de los arcos neurales de ambas. La fusión V_9 -urostilo se produce a nivel de centra, pero no a nivel de los arcos neurales.

Exóstosis.

En Montefaro I ($n = 136$) se han presentado tres casos de exóstosis en el sector lateral de un cotilo. En uno de ellos, se presenta el cotilo izquierdo con exóstosis lateral, pero el derecho es muy rudimentario, casi inexistente, produciéndose además una fuerte asimetría del arco neural y procesos transversos de V_{10} . En los otros casos el cotilo no afectado por la exóstosis tiene una morfología normal.

Fracturas consolidadas.

Casos de fracturas consolidadas, con angulación y producción de un callo óseo patente, se han presentado 3 en Montefaro I, una en el sector proximal ($n = 136$; 0.73 %), una media ($n = 134$; 0.75 %) y una distal ($n = 127$; 0.79 %), siendo la frecuencia máxima de fracturas de 2.36 % y la mínima de 2.21%.

Afectando solo a un lado del hueso, y con callos óseos muy rudimentarios, la muestra de Montefaro I presenta 5 casos en el tercio distal ($n = 127$; 3.94 %) y 2 en el tercio medio ($n = 134$; 1.49 %), siendo las frecuencias máxima y mínima de 5.51 y 5.22 % respectivamente.

Otros.

Se han presentado también casos extremos de la variabili

dad normal, como fuertes asimetrías en la dirección de los procesos transversos de V_{10} (2 casos en La Paloma; $n=29$), o fuerte curvatura del hueso (2 casos en La Paloma). Uno de ellos presenta ambas simultáneamente.

DISCOGLOSSUS PICTUS. MEDIDAS DEL UROSTILO.

MEDIDAS	MONTEFARO	I LA PALOMA	COBAS
<hr/>			
1- Anch. máxi ma cotilos			
N	126	24	40
\bar{x}	2.08	2.10	2.12
S	0.288	0.335	0.276
I obs	1.27-2.91	1.54-2.77	1.60-2.60
V	13.88	16.00	13.03
2- Altura máxi ma cotilos.			
N	126	24	40
\bar{x}	0.85	0.86	0.84
S	0.153	0.148	0.103
I obs	0.53-1.12	0.60-1.14	0.60-1.02
V	18.04	17.22	12.24
3- Altura al techo del canal neu- ral.			
N	101	18	24
\bar{x}	1.32	1.34	1.32
S	0.168	0.212	0.119
I obs	0.95-1.95	1.01-1.74	1.13-1.63
V	12.77	15.84	8.97
4- Long. to- tal.			
N	----	15	----
\bar{x}	----	17.05	----
S	----	2.097	----
I obs	----	13.45-20.75	----
V	----	12.29	----

COEFICIENTES DE CORRELACIÓN. Discoglossus pictus. Urostilo.

	'	1	'	n	2	r	'	n	3	r	'	n	4	r	'
1 Montefaro	---		125	0.77	100	0.70								
Cobas	---		40	0.79	24	0.74								
Paloma	---		24	0.89	18	0.85	15	0.86							
2 Montefaro	XXX	---			100	0.74								
Cobas	XXX	---			24	0.65								
Paloma	XXX	---			18	0.92	15	0.78							
3 Montefaro	XXX	XXX	---											
Cobas	XXX	XXX	---											
Paloma	XXX	XXX	---				11	0.91							
4 Montefaro	---											
Cobas	---											
Paloma	XXX	XXX	XXX	---											

Medidas: 1- Anchura máxima cotilos.

2- Altura máxima cotilos.

3- Altura techo canal neural.

4- Longitud total.

Símbolos: Ver coeficientes de correlación del atlas.

DISCOGLOSSUS PICTUS. COMPARACIÓN DE MEDIAS. UROSTILO.

MEDIDAS	MONTEFARO I LA PALOMA	MONTEFARO I COBAS	LA PALOMA COBAS
<hr/>			
Anchura máxima cotilos.			
t	0.304	0.773	0.259
↘	148	164	62
P	0.7-0.8	0.4-0.5	0.7-0.8
Altura máxima cotilos.			
t	0.295	0.386	0.637
↘	148	164	62
P	0.7-0.8	0.6-0.7	0.5-0.6
Altura al techo del canal neu- ral.			
t	0.446	0.000	0.389
↘	117	123	40
P	0.6-0.7	1	0.7
<hr/>			

.4- ESCÁPULA.

Las escápulas de Discoglossus pictus son elementos muy poco alargados, provistos de una cresta muy desarrollada en el margo anterior, y con un sinus interglenoidalis abierto y visible en norma externa. Este último carácter le diferencia de Eodiscoglossus.

La cresta del margo anterior, en la zona de contacto final con la clavícula, presenta en todos los casos de la muestra examinada un engrosamiento a modo de tubérculo. Aunque reducido en comparación con Pelodytes, que es el anuro que conocemos con mayor desarrollo de ese carácter, D. pictus lo tiene sin embargo mucho más marcado que Alytes, donde es muy rudimentario. En Bombina esta zona pasa a pertenecer a la clavícula, con la que se fusiona, separándose nétamente de la escápula. El carácter tiene pues cierto valor taxonómico.

Un desafortunado accidente de laboratorio nos ha privado de la mayoría de las escápulas de las poblaciones, por lo que sólo ha podido medirse una muestra reducida.

' Población' #	1-	2-	3-	4-
Montefaro I 1	3.34	4.02	4.12	2.45
2	3.35	4.05	4.08	2.55
3	3.82	4.54	4.69	2.91
4	4.52	----	4.90	3.31
\bar{x}	3.76	4.20	4.45	2.80
La Paloma 1	3.90	4.68	4.71	2.88
2	3.86	4.28	4.44	2.75
3	3.33	3.76	4.07	2.43
\bar{x}	3.70	4.24	4.41	2.69
Cobas 1	3.71	----	----	----
3	3.24	3.74	3.85	2.25
4	3.53	----	4.40	2.72
5	4.32	5.08	4.80	3.25
6	4.18	5.07	4.85	3.04
7	3.86	----	4.59	3.04
8	3.35	4.07	4.11	2.45
\bar{x}	3.74	4.49	4.43	2.79

Las medidas, cuya norma y orientación han sido gráficamente detalladas en el capítulo II, son:

- 1- Longitud del margo suprascapularis. (*)
- 2- Longitud total
- 3- Anchura máxima posterior.
- 4- Anchura máxima de la pars glenoidalis.

Anomalías. (Lám. F 3 ; fig 16 a 23).

Cobas: Sobre un total de 12 escápulas (8 izquierdas y 4 derechas) se ha presentado un caso de cierre del extremo medial del sinus interglenoidalis, quedando en cambio separados ambos procesos en el resto de su longitud (izquierda). En 4 casos de los 8 elementos izquierdos se presenta una microescotadura en el final de la cresta anterior, antes de alcanzar el margo suprascapularis. En una ocasión (también izquierda) aparece una escotadura en el sector medio de la cresta.

La Paloma: De una muestra de 6 escápulas (3 de cada lado) se ha observado un caso de cierre del sinus interglenoidalis en toda su longitud, con fusión total entre la pars glenoidalis y acromialis, adquiriendo por lo tanto una morfología muy similar a la del extinto Eodiscoglossus y los paleobatrácidos. Otro caso, entre 5 en que puede ser observada esa zona, presenta fusión y cierre sólo en el extremo medial del sinus. En 2 ocasiones aparecen microescotaduras en la cresta anterior.

Montefaro I: Entre 5 elementos, 1 derecho y 4 izquierdos, sólo se ha observado un caso de microescotadura en la cresta anterior.

Cueva de los Huesos: Con objeto de completar en lo posible esta reducida muestra, se examinaron 13 escápulas derechas y 8 izquierdas de esta población. Aunque no aparecieron anomalías naturales, cabe resaltar un caso en que por rotura desde la base de la pars glenoidalis la pieza adquiere una morfología muy peculiar, que la asemeja a la del extinto Neusibatra-

(*) Nótese que los términos longitud y anchura referidos a la escápula son utilizados a la inversa por algunos autores.

cus. La rotura de este sector, del que conocemos también casos en Latonia y Alytes fósiles, no parece pues infrecuente. En ello basaremos nuestra opinión de considerar a Neusibatracus estesi, fósil del Mioceno medio descrito como veremos más adelante sólo por una escápula, como sinónimo de Latonia.

Los coeficientes de correlación entre estas medidas, considerando las tres poblaciones conjuntamente, son:

	' n 1- r '	' n 2- r '	' n 3- r '	' n 4- r '
1-		10 0.96	13 0.94	13 0.96
2-	XXX *		10 0.96	10 0.97
3-	XXX	XXX		13 0.96
4-	XXX	XXX	XXX	

* Ver símbolos en tabla coeficientes de correlación del atlas.

.5- CORACOIDES.

Este elemento se presenta notablemente rectilíneo, no curvado de forma marcada en su sector medio como Bombina. Su final medial (= distal) está ligeramente ensanchado.

Esta pieza carece de elementos diagnósticos en una sistemática intrasubfamiliar. La morfología bastante curvada de "Diplopelturus rusciniensis" (ver RAGE y VERGNAUD-GRAZZINI, 1972) requeriría comprobación de su constancia mediante el hallazgo de nuevos restos. Al respecto representamos los máximos de curvatura encontrados en la lámina 4.6, figuras 1 a 5.

Medidas.

Medidas	Montefaro I	La Paloma	Cobas
1- Anchura de la intumescencia glenoidalis.			
N	53	10	24
\bar{x}	2.63	2.60	2.65
S	0.421	0.394	0.482
I obs	1.71-3.33	1.86-3.08	1.50-3.51
V	16.01	15.15	18.17
2- Longitud total.			
N	51	7	17
\bar{x}	5.38	5.63	5.52
S	0.559	0.490	0.420
I obs	3.99-6.44	4.70-6.20	4.51-6.14
V	10.40	8.71	7.62

COEFICIENTES DE CORRELACIÓN. Discoglossus pictus. CORACOIDES.

	1	n	2	r
1- Montefaro	---	51		0.82
Cobas	---	17		0.81
Paloma	---	07		0.73
2- Montefaro	XXX		---	
Cobas	XXX		---	
Paloma	000		---	

Medidas: 1- Anchura máxima intumescencia glenoidalis.

2- Longitud total máxima.

Símbolos: Ver coeficientes de correlación del atlas.

COMPARACIÓN DE MEDIAS. DISCOGLOSSUS PICTUS. CORACOIDES.

MEDIDAS	MONTEFARO I LA PALOMA	MONTEFARO I COBAS	LA PALOMA COBAS
Anchura máxima intumescencia glenoidalis.			
t	0.209	0.184	0.289
√	61	75	32
P	0.8-0.9	0.8-0.9	0.7-0.8
Longitud total			
t	1.124	0.946	0.556
√	56	66	22
P	0.2-0.3	0.3-0.4	0.5-0.6

.6- ILION.

El ilion es quizás el elemento postcraneal de mayor utilidad en la taxonomía de los discoglósidos. Sin embargo, su morfología en esta familia es extraordinariamente desfavorable para la cuantificación de sus diversos sectores.

Este hueso presenta muy pocos puntos que puedan ser definidos sin ambigüedad y servir de base en la orientación y definición de medidas, y por desgracia ninguno que aparezca normalmente en el registro fósil.

Por todo ello, y a pesar de varios intentos, no hemos podido definir ninguna medida que sea de utilidad en una comparación con los restos fósiles de este trabajo, por lo que este elemento no se cuantifica aquí.

Tuber superius.

En Discoglossus pictus el tuber superius, bien desarrollado, está situado en su mayor parte por delante de la cavidad acetabular, visto en norma lateral anatómica. Tiene forma típicamente globosa, con ligero aplanamiento dorsal, estando separado de la pars cylindriformis por una depresión bien marcada, latero-externamente cóncava.

En los elementos más pequeños, y presumiblemente más jóvenes, en toda la muestra examinada, la condición globular está menos marcada, aunque sin alcanzar el grado "crestiforme" de algunas formas fósiles. Por "grado crestiforme" entendemos la condición en la cual la anchura del tuber es casi idéntica a la de la cresta dorsal. Característica pues de D. pictus, y de todas las especies vivientes y fósiles del género, es la posesión de un tuber superius globoso. Esta "globosidad" sin embargo, nunca alcanza los límites de desarrollo de Rana ridibunda o de los leptodactylinos (LYNCH, 1971).

En D. pictus es frecuente la presencia de estrías rudi-

mentarias en la cara latero-externa del tuber, que suelen ser intermitentes y mejor desarrolladas distalmente. La separación entre el tuber superius y la cresta dorsal puede estar acen-
tuada por una pequeña muesca, de desarrollo muy variable pero nunca profunda.

El lado interno del tuber se presenta plano, al mismo ni
vel que la cresta dorsal.

Pars ascendens y foseta supracetabular.

La pars ascendens está terminada en una punta isquiática larga y aguzada, siendo como en todos los miembros de la sub-
familia de gran tamaño.

La base de esta pars ascendens presenta una foseta supra
cetabular difusa y poco profunda. Su grado rudimentario de de
sarrollo es constante, no habiéndose observado en ningún caso
desarrollos como los de muchos ránidos.

El borde dorsal del acetábulo, bastante rectilíneo, se
presenta rebajado, sin el resalte propio de las zonas anterior
ventral.

Crista dorsalis.

Bien desarrollada y a continuación del tuber superius.
Distalmente se incurva ligeramente hacia el lado interno su
borde dorsal, al igual que en otros muchos anuros con cresta
dorsal ilíaca. Su presencia es absolutamente constante,

Tuber interiliaco.

Aplicamos este nombre al ensanchamiento medio de la sín-
fisis interiliaca, visible en norma interna con forma de tu-
berosidad.

En D. pictus la presencia de este tuber es apreciable en

LÁMINA 4.6-

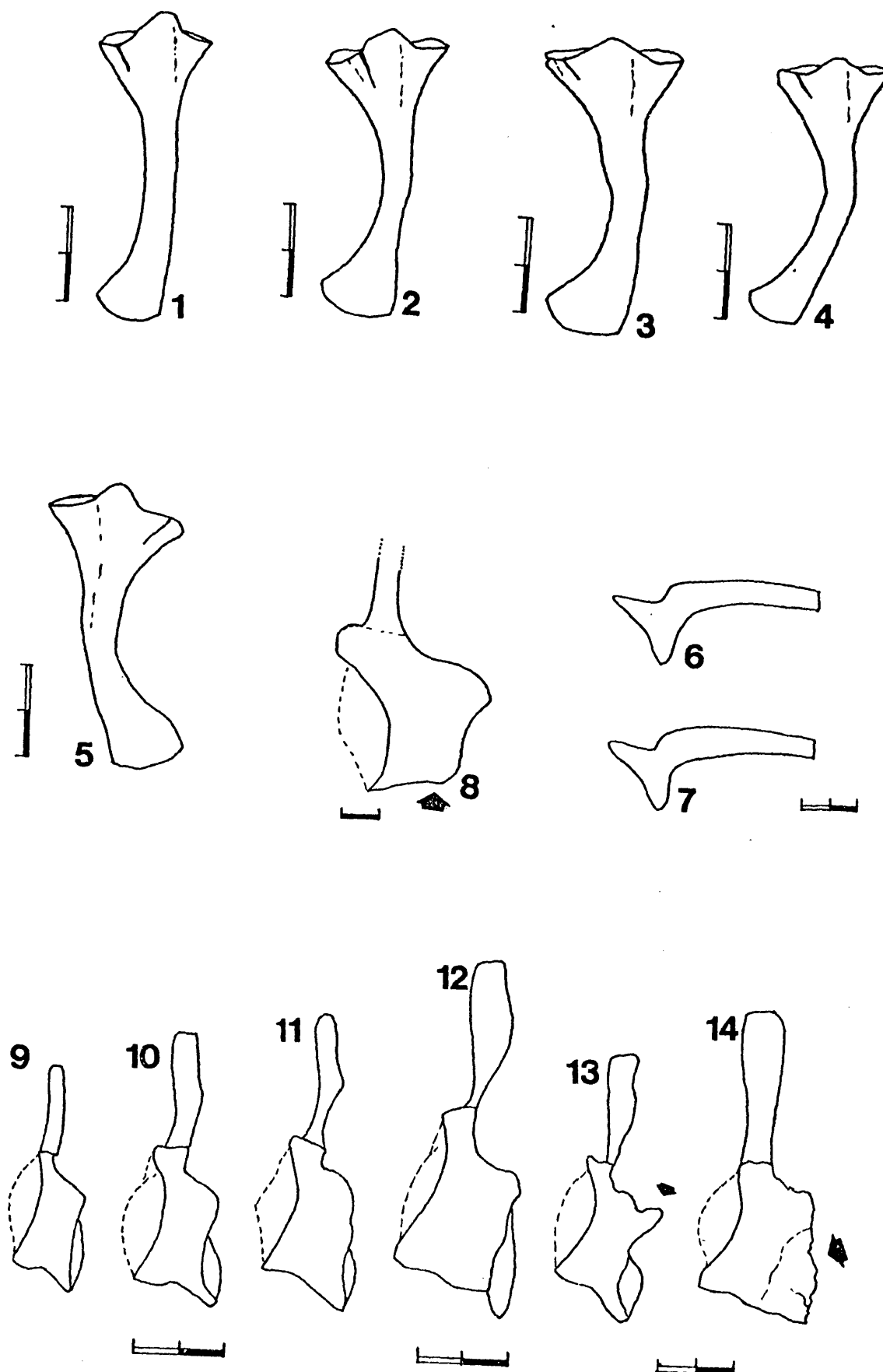
Discoglossus pictus.

- Figuras 1 a 4: Variación en la curvatura del coracoides. Población de La Paloma.
- Figura 5: Máximo de curvatura del coracoides de la población de Cobas.
- Figuras 6 y 7: Contorno de los dos ilia menores (izq) de la población de Montefaro I. Proyección en norma interna.
- Figuras 9 a 12: Variabilidad en el desarrollo del tuber interiliaco. Iliu izquierdos en norma sinfisaria de la población de La Paloma.
- Figuras 13 y 14: Anomalías en el tuber interiliaco. Elementos izquierdos de la población de Montefaro I. Norma sinfisaria.

Palaeobatrachus sp.

- Figura 8: Estructura del tuber interiliaco, con pérdida de la pars descendens, característico de Barbourula y los Palaeobatrachidae. Norma sinfisaria. Yacimiento de Hoogbutsel (Bélgica).

LAMINA 4.6



la totalidad del material. Típicamente de desarrollo moderado, aparece claramente diferenciado de la pars descendens. En casos anómalos, este tuber puede aumentar de tamaño (lám. 4.6, fig. 13), o incluir al sector interno de la pars descendens en una estructura única (lám. 4.6, fig. 14).

Estas últimas anomalías, que aumentan la superficie sinfisaria de forma notable, no están sin embargo en la misma línea de desarrollo sinfisario de otros anuros. En Barbourula (Discoglossidae) y Palaeobatrachidae, la sección ventral de la sínfisis está muy desarrollada, con un tuber interilíaco muy grande (lám. 4.6, fig. 8). Esta morfología, muy característica de estos géneros, está también presente de forma menos extrema en Bombina, y se basa en la supresión de la pars descendens, que desaparece en norma lateral, y que teóricamente "girada" hacia dentro, forma un conjunto único con el tuber interilíaco. En D. pictus, y aún en los casos de mayor anomalía encontrados, permanece siempre algo de pars descendens en norma lateral.

Pars descendens.

La pars descendens de D. pictus es de desarrollo moderado, aunque relativamente grande para lo normal en la familia Discoglossidae.

Su borde anterior forma típicamente un ángulo muy próximo a 90° con respecto al borde ventral del tercio proximal de la pars cylindriformis. Por desgracia no se ha encontrado ninguna forma satisfactoria de cuantificar dicho ángulo, pero sin embargo parece notablemente constante en la totalidad de las muestras examinadas.

En la lámina 4.6, figuras 6 y 7, se muestran en proyección interna los contornos de los ilia más pequeños de Montefaro I; En las láminas 4.7, fig. 1 a 17, y 4.8, fig. 1 a 5, se presentan con la misma proyección, escala y orientación la casi totalidad de la muestra de La Paloma (22 de los 29), teniendo rotas

los restantes las áreas significativas pertinentes***. Mediante el examen de estas láminas puede apreciarse claramente la constancia de esta angulación, resultado que también se obtiene tras el examen, hasta un total de 231 derechos y 256 izquierdos, de la totalidad de la muestra.

Respecto a las pautas de crecimiento, debe hacerse notar que en los individuos más pequeños (y no en todos), hay una cierta tendencia hacia la posesión de ángulos ligeramente mayores, aunque sin alcanzarse nunca la situación común en Latonina (lám. 4.8, fig. 6 y 11).

Esta asociación de tuber superius lateralmente globoso y desarrollo de la pars descendens con la consiguiente angulación recta, parece ser característica del género Discoglossus, pues está únicamente presente en las especies vivientes del género, y en las fósiles atribuidas (Discoglossus cf. vertaizoni de Quercy y la forma de Oschiri) donde se conoce el esqueleto tridimensionalmente. Eodiscoglossus es quizás el más cercano al respecto (VERGNAUD-GRAZZINI y WENZ, 1975; lámina V, fig 2).

Anomalías.

La tabla de la página siguiente muestra las frecuencias de los distintos tipos de fracturas en las tres poblaciones. En todos los casos los callos óseos son bien patentes.

Con adición a las fracturas consolidadas y a los extremos de la variabilidad del tuber interilíaco ya comentados, se conserva un caso en que la cresta dorsal se incurva considerablemente, produciéndose además un resalte (reborde) en la cara latero-externa, que recorre longitudinalmente todo el hueso desde el sector inmediatamente ventral a la base del tuber superius.

***Todos los dibujos se han realizado mediante cámara clara.

Discoglossus pictus. ILION. Frecuencia de fracturas consolidadas.

LA PALOMA				MONTEFARO I			COBAS		
	P	M	D	P	M	D	P	M	D
D N	29	28	21	151	151	143	51	49	46
E Casos	0	1	0	0	3	1	0	0	0
R %	0.00	3.57	0.00	0.00	1.99	0.70	0.00	0.00	0.00
I N	31	28	21	172	172	164	53	53	46
Z Casos	0	1	0	0	2	2	0	0	1
Q %	0.00	3.57	0.00	0.00	1.16	1.22	0.00	0.00	2.17

P: Tercio proximal (posterior) del hueso.

M: Tercio medio.

D: Tercio distal.

Dado que varios de los huesos están fragmentados, el efectivo en que se basa el % varía en cada región.

LÁMINA 4.7-

Discoglossus pictus.

Figuras 1 a 17: Contornos en norma interior de ilia
izquierdos de la población de La Pa
loma.

LAMINA 4.7

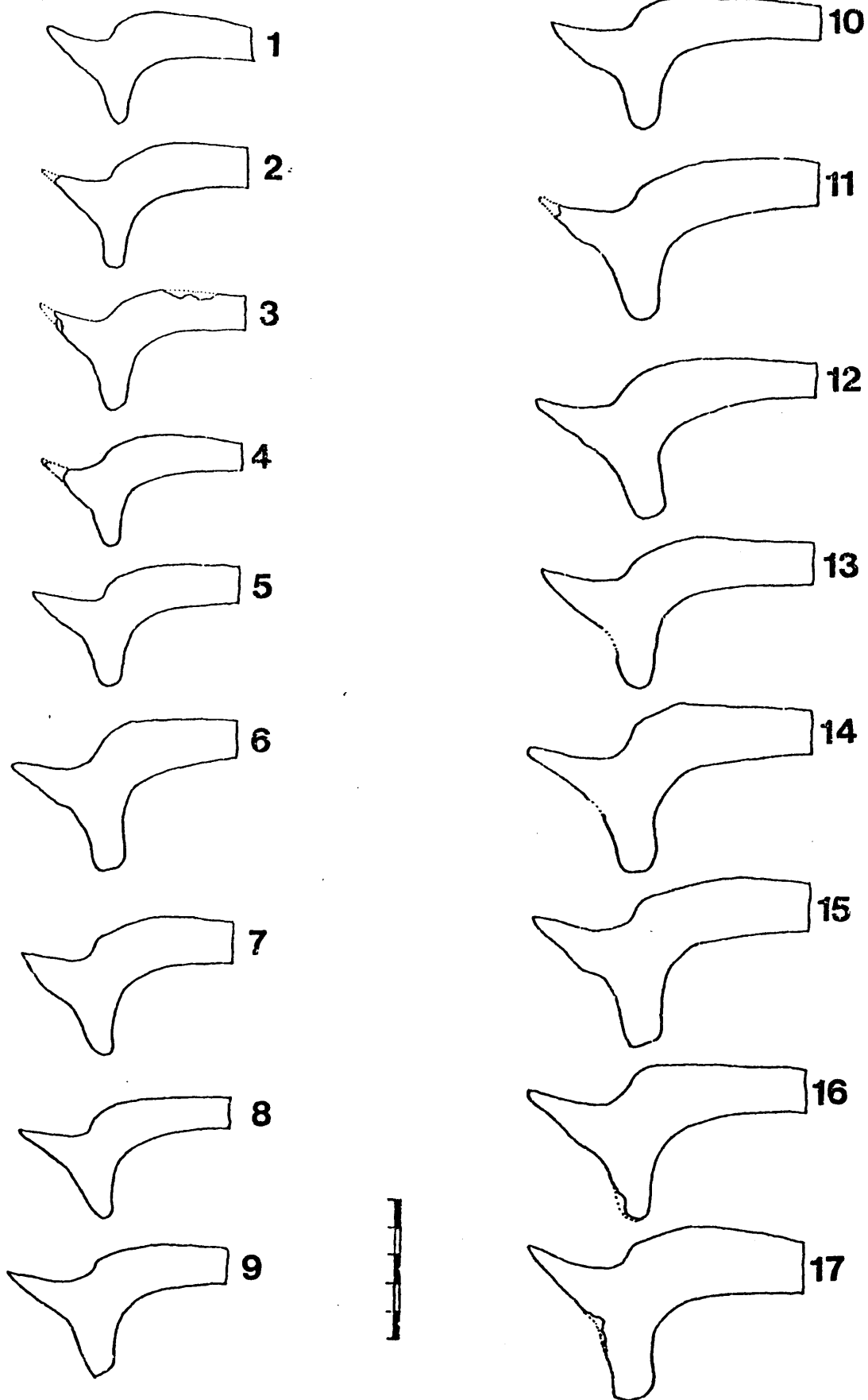


LÁMINA 4.8-Discoglossus pictus.

Figuras 1 a 5: Contornos en norma interna de ilia izquierdos de la población de La Paloma.

Discoglossus cf. vertaizoni.

Figuras 7 y 10: Contornos en norma interna de ilia izquierdos del yacimiento de Belgarite IV A (Francia).

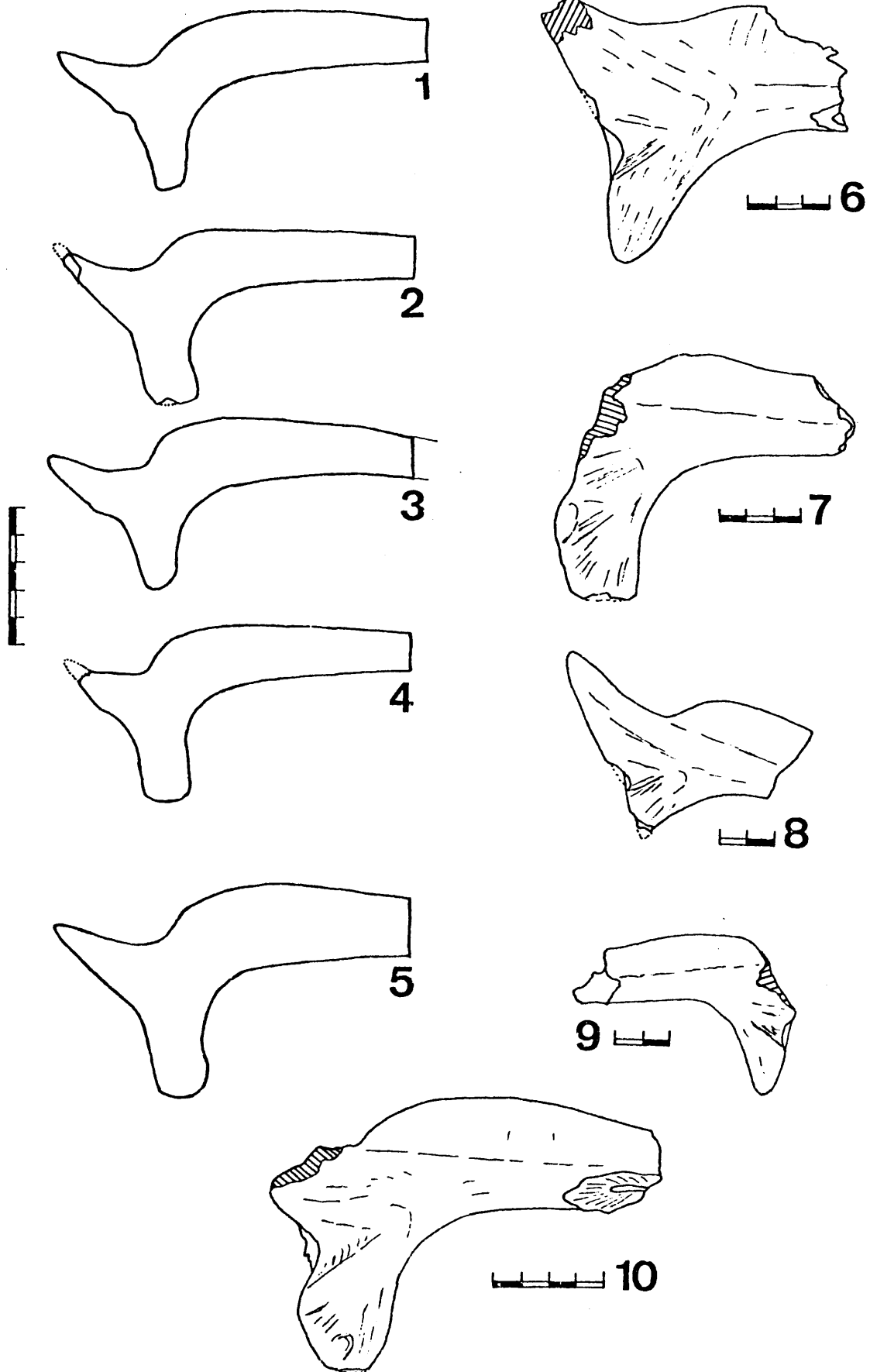
Figura 9: Contorno en norma interna de un ilium derecho del yacimiento de Fonbonne I (Francia).

Latonia sp.

Figura 6: Contorno en norma interna de un ilium izquierdo del yacimiento de Laugnac (Francia).

Figura 8: Contorno en norma interna de un ilium izquierdo del yacimiento de Can Llobateres (España).

LAMINA 4.8



.7- ISQUION.

Debido a la gran similitud de este elemento en todas las familias de anuros, el isquion presenta un escaso interés taxonómico, siendo en general ignorado en la literatura.

Este elemento es sin embargo de gran interés para el estudio de la anatomía funcional de estos vertebrados, así como necesario para la comprensión de algunos caracteres del ilion de los discoglósidos, como su peculiar gran desarrollo de la pars ascendens y punta isquiática. Aunque en este trabajo no trataremos más que indirectamente de la anatomía funcional, se ofrece sin embargo una tabla de mediciones de este elemento en la población de Montefaro I.

Las medidas, definidas con sus normas y orientaciones en el capítulo II, son:

- 1- Altura máxima.
- 2- Anchura máxima.
- 3- Longitud máxima.
- 4- Angulo superior, correspondiente en norma lateral a la articulación de la punta isquiática del ilion.
- 5- Longitud del acetábulo.

	1	2	3	4	5
N	62	63	63	63	63
\bar{x}	5.19	3.07	2.95	51.8	2.56
S	0.787	0.380	0.417	4.606	0.345
V	15.18	12.37	14.12	8.89	13.46
I obs.	3.29-6.82	2.22-3.82	2.07-3.90	38-61	1.87-3.18

En la tabla de la página siguiente se presentan los coeficientes de correlación entre estas medidas. En el caso del ángulo superior, los valores han sido transformados a minutos para el cálculo de dicho coeficiente.

COEFICIENTES DE CORRELACIÓN. *Discoglossus pictus*. ISQUION.

	1	n 2 r	n 3 r	n 4 r	n 5 r
1 Montefaro	---	62 0.92	62 0.93	62 -0.49	62 0.91
2 Montefaro	XXX	---	63 0.92	63 -0.38	63 0.88
3 Montefaro	XXX	XXX	---	63 -0.38	63 0.93
4 Montefaro	YYY	YYY	YYY	---	63 -0.46
5 Montefaro	XXX	XXX	XXX	YYY	---

Medidas: 1- Altura máxima.
 2- Anchura máxima.
 3- Longitud máxima.
 4- Angulo ilíaco.
 5- Longitud acetábulo.

Símbolos: XXX : Correlación positiva significativa (99 %).
 YYY : Idem negativa.

En esta tabla conviene resaltar que el ángulo superior muestra coeficientes de correlación negativos y significativamente diferentes de 0 con cualquier otra medida. Este empequeñecimiento del ángulo al aumentar el tamaño del hueso se realiza sin embargo entre límites muy pequeños, pues el intervalo de variación observado es del orden sólo de 20° y el coeficiente de variabilidad bajo.

.8- HÚMERO.

El húmero de Discoglossus pictus presenta una eminentia capitata bien esférica y situada asimétricamente con relación al eje de la diáfisis. Esta última está algo incurvada, tendencia que se acentúa con la talla.

La crista ventralis está bien desarrollada en todas las edades, y su borde ventral se curva hacia el lado externo en los individuos mayores, en especial en los machos.

D. pictus presenta invariablemente una cresta paraventral, perpendicular a la anterior y de desarrollo moderado. Al igual que la crista ventralis, su tamaño se acentúa en los machos adultos.

La fossa cubitus ventralis está presente en todos los casos, y delimitada tanto medial como lateralmente, aunque no es nunca profunda. Impresión olecraneana dorsal alargada.

El epicondylus ulnaris, mayor que el epicondylus radialis, no alcanza nunca el nivel distal de la eminentia capitata. La crista medialis, y en ocasiones la crista lateralis, presenta tuberosidades laterales, pero nunca crenulación, y se mantiene siempre en un mismo plano.

El grado de desarrollo de estas crestas distales permite en muchos anuros determinar el sexo del animal, presentándose muy marcadas en los ♂♂, y muy rudimentarias o ausentes en las ♀♀. Discoglossus pictus presenta también este dimorfismo sexual, pero los límites morfológicos no están tan definidos como en los ránidos o bufónidos, pareciendo por este carácter, al igual que por otros muchos que vamos a tener oportunidad de ver, que la "plasticidad" de estas formas primitivas es apreciablemente mayor que la de familias más especializadas. Por ello, al existir una zona de "solape" muy considerable entre juveniles de ambos sexos y hembras, no se ha analizado la muestra por separado. Se ofrecen sin embargo las medidas de una subpo-

blación de ♂♂ adultos de Montefaro I, fundamentalmente a fin de constatar la drástica disminución del valor de los coeficientes de variación.

Anomalías.

En Montefaro I, con una muestra de 128 húmeros derechos y 124 izquierdos, y en La Paloma (27 derechos y 36 izquierdos), no se han detectado anomalías patológicas o traumáticas macroscópicamente identificables.

En la población de Cobas en cambio, y sobre un total de 48 húmeros derechos y 41 izquierdos, se presenta un caso de fractura consolidada (lám. F 3 ; fig 1). Se trata de una fractura media, con callo óseo patente, ligero acabalgamiento y angulación de fragmentos en un húmero izquierdo. Este caso es ciertamente excepcional, dada la gran robustez de este hueso, tanto en Discoglossus como en otros anuros.

El húmero es uno de los huesos menos sujeto a presentar anomalías en anuros. Además del caso de fractura consolidada descrito, las únicas anomalías encontradas en D. pictus han sido en la población de Campos (Asturias), en una muestra suplementaria a la descrita en SANCHÍZ y PÉREZ (1974). Se trata de dos elementos con grandes exóstosis tuberculares y laterales en la región diafisaria media**, que no muestran señales de procesos traumáticos violentos (lám. F3;fig.3 y 4). En la misma población se presenta también un caso (lám. F 3 ; fig. 2) con deformación del extremo distal del hueso debida a falta de individualización de la eminentia capitata.

Las únicas otras anomalías encontradas en este elemento en todo este trabajo son un proceso pseudoartrítico (puesto que comporta una proliferación anárquica de tejido óseo) distal en Rana temporaria de Campos (Asturias), y una exóstosis

** Aunque no puede probarse, dada la naturaleza del material, es posible que pertenezcan al mismo individuo.

tubercular como las descritas en Campos en un Palaeobatrachus sp. (Palaeobatrachidae) del Oligoceno de Hoogbutsel (Bélgica). El primer caso se representa en la lámina F 3; fig. 5.

DISCOGLOSSUS PICTUS. MEDIDAS DEL HÚMERO.

'MEDIDA'	MONTEFARO I	LA PALOMA	COBAS	MONTEFARO E
1-				
N	115	28	37	11
\bar{x}	3.18	3.29	3.07	4.27
S	0.633	0.608	0.709	0.274
I obs	1.59-4.85	2.19-4.30	1.92-4.35	-----
V	19.90	18.49	23.10	6.41
2-				
N	113	26	37	11
\bar{x}	2.08	2.19	2.01	2.63
S	0.375	0.378	0.397	0.187
I obs	0.95-2.96	1.45-2.87	1.27-2.68	-----
V	18.04	17.21	19.74	7.11
3-				
N	48	10	17	-----
\bar{x}	11.25	12.50	11.26	-----
S	1.970	2.113	2.660	-----
I obs	5.80-15.50	8.95-15.25	7.60-14.45	-----
V	17.51	16.90	23.62	-----

Montefaro E : Muestra al azar de 0' 0' adultos de Montefaro I.

Medidas: 1- Anchura máxima de las crestas distales.
 2- Diámetro antero-posterior de la eminentia capitata.
 3- Longitud total (salvo epífisis proximal).

COEFICIENTES DE CORRELACIÓN. *Discoglossus pictus*. HÚMERO.

	' n 1 r ' n 2 r ' n 3 r '
1- Montefaro	--- 113 0.96 47 0.98
Cobas	--- 37 0.98 16 0.98
Paloma	--- 25 0.97 08 0.97
2- Montefaro	XXX --- 46 0.96
Cobas	XXX --- 16 0.99
Paloma	XXX --- 08 0.99
3- Montefaro	XXX XXX ---
Cobas	XXX XXX ---
Paloma	XXX XXX ---

Medidas: 1- Anchura máxima crestas distales.

2- Diámetro antero-posterior eminentia capitata.

3- Longitud total, excluida epífisis proximal.

Símbolos: Ver coeficientes de correlación del atlas.

DISCOGLOSSUS PICTUS. COMPARACIÓN DE MEDIAS. HÚMERO.

MEDIDAS	MONTEFARO I LA PALOMA	MONTEFARO I COBAS	LA PALOMA COBAS
<hr/>			
Anchura máxima crestas dista- les.			
t	0.831	0.892	1.316
↘	141	150	63
P	0.4-0.5	0.3-0.4	0.1-0.2
Diámetro ante- ro-posterior de la eminentia ca- pitata.			
t	1.347	0.971	1.807
↘	137	148	61
P	0.1-0.2	0.3-0.4	0.05-0.1
Longitud total.			
t	1.804	0.016	1.256
↘	56	63	25
P	0.05-0.1	0.9	0.2-0.3
<hr/>			

.9- RADIO-ULNA.

Este elemento presenta proporciones similares en toda la tribu a la que pertenece Discoglossus pictus (ver sección 7-), y muy pocas características cualitativas que puedan ser utilizadas taxonómicamente.

Al contrario que algunos ránidos, este elemento carece en D. pictus de crista radii, presentando en cambio una fossa radii muy rudimentaria.

Anomalías. (Lám. F 3 ; fig. 8, 9 y 10).

La radio-ulna es el hueso largo que presenta más frecuentemente malformaciones "pseudoartríticas", con enorme proliferación anárquica de tejido óseo, tanto asociada a consolidación de fracturas como en elementos sin trazas de traumatismos. Veamos los casos en las diversas poblaciones.

Cobas.

En esta muestra (33 derechos, 30 izquierdos) aparecen dos casos anómalos. Una radio-ulna izquierda presenta una exóstosis de gran tamaño en la articulación distal, asociada en el mismo elemento a una fractura distal con gran proliferación ósea en el callo de consolidación. La angulación de fragmentos es también muy grande, habiéndose consolidado el sector de la ulna perpendicularmente a su posición normal. Un caso muy parecido, esta vez con desplazamiento del radio, ha aparecido en una Rana temporaria de la misma localidad.

Un segundo caso en D. pictus, igualmente excepcional, se presenta también en una radio-ulna izquierda. El sector distal del hueso presenta un único cilindro indiviso, con una sola faceta articular carpal, y con angulación respecto al eje mayor diafisario. El sector proximal, tan típico de las radio-ulnas, es en cambio normal. La significación de esta anomalía, que supone una profundísima alteración de un patrón constante a nivel de orden, es desconocida.

La Paloma.

La muestra examinada está compuesta de 30 radio-ulnas de rechas y 25 izquierdas. Se presenta un único caso anómalo (izquierdo). Fractura oblicua consolidada, con acabalgamiento y angulación de fragmentos. Callo óseo muy grande. Debido al notable acabalgamiento, la longitud total del hueso queda muy acortada.

Montefaro I.

Dos casos izquierdos en una muestra de 118 radio-ulnas derechas y 116 izquierdas. En uno de ellos se presenta un callo distal con proliferación ósea, suprimiéndose ambos sulci longitudinalis. En un segundo caso se presenta proliferación ósea en la cara medial.

La comparación entre las frecuencias de aparición de estos procesos pseudoartríticos en las tres poblaciones muestra que su aparición es totalmente esporádica, no existiendo constancia en los valores. Con todo, la radio-ulna es el elemento donde se han detectado mayor número de estas malformaciones.

Varios.

Orientando la articulación proximal en norma anterior, la anchura mínima de separación entre el processus radialis y el p. ulnaris del capitulum antebrachii puede estar acentuada por una pequeña muesca. Su frecuencia de aparición es del 11.11 % en la población de Montefaro I (n:108).

DISCOGLOSSUS PICTUS. MEDIDAS DE LA RADIO-ULNA.

MEDIDAS	MONTEFARO I	LA PALOMA	COBAS
<hr/>			
1- Longitud total.			
N	80	18	22
\bar{x}	7.97	8.77	8.28
S	1.135	1.135	1.665
I obs	5.55-10.35	7.00-10.65	5.60-12.20
V	14.23	12.94	20.04
2- Anchura máxima de la faceta distal.			
N	81	21	24
\bar{x}	2.95	3.22	3.11
S	0.510	0.490	0.669
I obs	1.85-4.20	2.45-3.95	2.10-4.60
V		15.21	21.49
3- Anchura mínima de separación radio-ulnar.			
N	108	24	25
\bar{x}	1.43	1.44	1.52
S	0.252	0.223	0.367
I obs	0.82-2.27	1.05-1.83	1.00-2.64
V	17.58	15.47	24.20

COEFICIENTES DE CORRELACIÓN. *Discoglossus pictus*. RADIO-ULNA.

	'	1	'	n	2	r	'	n	3	r	'	n	4	r	'
1- Montefaro	---		75		0.77		73		0.74		75		0.71		
Cobas	---		22		0.97		22		0.88		20		0.83		
Paloma	---		18		0.95		17		0.82		18		0.89		
2- Montefaro	XXX			---			79		0.93		75		0.87		
Cobas	XXX			---			24		0.93		21		0.79		
Paloma	XXX			---			20		0.86		20		0.90		
3- Montefaro	XXX			XXX			---				73		0.81		
Cobas	XXX			XXX			---				21		0.67		
Paloma	XXX			XXX			---				19		0.81		
4- Montefaro	XXX			XXX			XXX				---				
Cobas	XXX			XXX			XXX				---				
Paloma	XXX			XXX			XXX				---				

Medidas: 1- Longitud total.

2- Longitud faceta distal.

3- Anchura faceta distal.

4- Anch. mínima separación proc. radialis- proc.
ulnaris en el capitulum antebrachii.Símbolos: Ver coeficientes de correlación del atlas.

DISCOGLOSSUS PICTUS. COMPARACIÓN DE MEDIAS. RADIO-ULNA.

' MEDIAS	' MONTEFARO I ' MONTEFARO I '		' LA PALOMA ' '	
	LA PALOMA	COBAS	COBAS	
<hr/>				
Longitud total				
t	2.702	1.018	1.062	
✓	96	100	38	
P	0.01-0.001	0.3-0.4	0.2-0.3	
Anchura faceta distal.				
t	2.179	1.253	0.621	
✓	100	103	43	
P	0.05-0.02	0.2-0.3	0.5-0.6	
Anchura mínima separación pro cessus radialis pr. ulnaris.				
t	0.179	1.466	0.917	
✓	130	131	47	
P	0.8-0.9	0.1-0.2	0.3-0.4	
<hr/>				

.10- FÉMUR.

El fémur de Discoglossus pictus tiene una forma moderadamente sigmoide. Sus epífisis, al contrario que las de ránidos o bufónidos, no suelen presentar calcificación de cartílagos, por lo que no se conservan en estado fósil ni en general en egagrópilas.

La crista femoris está siempre presente en el material examinado, aumentando su desarrollo relativo con el tamaño. Esta cresta, de desarrollo moderado para el conjunto de los anuros, es idéntica en todos los miembros de la tribu, pero su presencia permite diferenciar a éstos de otros discoglósidos.

Anomalías.

En la población de Cobas, con una muestra examinada de 45 fémures derechos y 47 izquierdos, no se ha detectado ninguna anomalía.

En La Paloma, de un total de 32 elementos derechos y 38 izquierdos, sólo se ha encontrado un elemento ligeramente anómalo. Presenta un pequeño callo óseo en la región media, producido quizás por fisura, ya que no hay trazas de una fractura completa. Su frecuencia es de 1 en 34 con la zona en cuestión observable (2.94 %).

El examen de 156 fémures derechos de Montefao I ha proporcionado las siguientes anomalías y frecuencias:

- Fractura media con acabalgamiento y sin angulación:
1 caso en 156 observables: 0.64 %.
- Fractura media con acabalgamiento y angulación:
1 caso en 156 observables: 0.64 %.
- Semifractura con callo óseo patente sólo en un lado:
3 casos en 156 observables: 1.92 %.

DISCOGLOSSUS PICTUS. MEDIDAS DEL FÉMUR.

MEDIDAS	MONTEFARO I	LA PALOMA	COBAS
<hr/>			
1- Longitud total de la diáfisis.			
N	83	14	25
\bar{x}	18.32	18.39	18.43
S	1.717	2.639	2.109
I obs	14.15-23.15	13.60-21.90	13.55-22.10
V	9.37	14.35	11.44
2- Anchura máxima proximal de la diáfisis.			
N	89	15	25
\bar{x}	1.91	1.81	1.88
S	0.264	0.345	0.294
I obs	1.30-2.55	1.20-2.30	1.25-2.45
V	13.86	19.00	15.62
3- Anchura máxima distal de la diáfisis.			
N	96	20	29
\bar{x}	2.69	2.66	2.75
S	0.511	0.506	0.475
I obs	1.80-3.70	1.90-3.70	1.75-3.70
V	19.09	19.02	17.26

COEFICIENTES DE CORRELACIÓN. Discoglossus pictus. FÉMUR.

	'	1	'	n	2	r	'	n	3	r	'
1- Montefaro	---		83		0.91		82		0.90		
Cobas	---		25		0.95		24		0.93		
Paloma	---		14		0.96		14		0.95		
2- Montefaro	XXX			---			82		0.94		
Cobas	XXX			---			24		0.97		
Paloma	XXX			---			14		0.95		
3- Montefaro	XXX			XXX				---			
Cobas	XXX			XXX				---			
Paloma	XXX			XXX				---			

Medidas: 1- Longitud total diafisaria.

2- Anchura máxima proximal diáfisis.

3- Anchura máxima distal diáfisis.

Símbolos: Ver coeficientes de correlación del atlas.

COMPARACIÓN DE MEDIAS. Discoglossus pictus. FÉMUR.

	'	medidas	'	MONTEFARO	I	'	MONTEFARO	I	'	LA PALOMA	'
				LA PALOMA			COBAS			COBAS	
1-											
t		0.129					0.266			0.052	
✓		95					106			37	
P		0.8-0.9					0.7-0.8			>0.9	
2-											
t		1.296					0.490			0.683	
✓		102					112			38	
P		0.1-0.2					0.6-0.7			0.4-0.5	
3-											
t		0.239					0.563			0.635	
✓		114					123			47	
P		0.8-0.9					0.5-0.6			0.5-0.6	

.11- TIBIOFÍBULA.

Este elemento, muy constante y típico para los anuros, tiene muy poca utilidad taxonómica considerado individualmente. Su longitud relativa a la de otros huesos largos permite en cambio distinciones útiles en algunas ocasiones, reflejando bastante estrechamente las diferencias locomotoras en estos animales (ZUG, 1972).

En Discoglossus pictus se presenta de forma constante una pequeña cresta en el sector proximal (crista ossis cruris), lo que es un carácter diferencial con respecto a otros discoglósidos, que la tienen muy rudimentaria o ausente.

Anomalías. (Lám. F 3 ; fig. 13, 14, 15 y 24).

En la población de Cobas, sobre un total de 51 tibiofíbulas derechas y 44 izquierdas examinadas, se han encontrado 2 casos anómalos en elementos derechos y 1 en izquierdos. Entre las derechas, se presenta una semifractura distal con angulación del lado externo y callo de consolidación poco marcado pero presente (1 en 43 con el área en cuestión observable, 2.33 %). Otro caso, también en un elemento derecho, presenta una deformación de la articulación distal por exóstosis, formándose una pequeña área articular supernumeraria (39 observables, 2.56 %). Un elemento izquierdo presenta una angulación del extremo de la diáfisis de cerca de 40° con respecto a su situación normal (44 observables, 2.27 %).

En La Paloma (22 derechas y 34 izquierdas) se presenta una fractura oblicua consolidada en el sector medio de la diáfisis, con un callo óseo muy grande y notable acabalgamiento y angulación de fragmentos (4.54 %).

La numerosa muestra de Montefaro I (167 derechas, 164 izquierdas) presenta una fractura proximal con pequeña angulación (izq., 163 observables, 0.61 %).

Las 167 tibiofíbulas derechas fueron examinadas con gran

detalle al binocular a fin de detectar pequeñas malformaciones. Al respecto se encontraron 31 casos (1.80 %) con pequeños callos óseos de consolidación de extensión muy limitada, y que quizás reflejen el restablecimiento de una fisura o esguince.

MEDIDAS.

' MEDIDAS ' MONTEFARO I ' LA PALOMA ' COBAS '			
1- Longitud total diafisaria.			
N	104	10	19
\bar{x}	21.33	23.64	21.33
S	2.571	2.598	2.174
I obs.	15.20-26.55	19.90-27.15	16.95-24.35
V	12.05	10.99	10.19
2- Anchura máxima proximal.			
N	120	18	32
\bar{x}	2.61	2.84	2.58
S	0.643	0.375	0.389
I obs.	1.65-3.50	2.25-3.45	1.95-3.65
V	24.61	13.22	15.10
3- Anchura máxima distal.			
N	110	13	26
\bar{x}	2.97	3.14	3.06
S	0.521	0.522	0.452
I obs.	1.90-4.20	2.30-4.05	2.25-4.05
V	17.54	16.62	14.80

COEFICIENTES DE CORRELACIÓN. Discoglossus pictus. TIBIOFÍBULAS.

	1	n	2	r	n	3	r
1- Montefaro I	---	103	0.94		101	0.94	
Cobas	---	19	0.87		19	0.90	
LaaPaloma	---	9	0.91		10	0.84	
2- Montefaro I	XXX		---		100	0.97	
Cobas	XXX		---		19	0.91	
La Paloma	XXX		---		9	0.96	
3- Montefaro I	XXX		XXX		---		
Cobas	XXX		XXX		---		
La Paloma	XXX		XXX		---		

Símbolos: Ver coeficientes de correlación del atlas.

COMPARACIÓN DE MEDIAS. Discoglossus pictus. TIBIOFÍBULAS.

MEDIDAS	MONTEFARO I LA PALOMA	MONTEFARO I COBAS	LA PALOMA COBAS
1- t	2.711	0.000	2.544
✓	112	121	27
P	0.001-0.01	1	0.01-0.02
2- t	1.477	0.252	2.297
✓	136	150	48
P	0.1-0.2	0.8-0.9	0.02-0.05
3- t	1.112	0.811	0.495
✓	121	134	37
P	0.2-0.3	0.4-0.5	0.6-0.7

Medidas: 1- Longitud total diafisaria.

2- Anchura proximal máxima de la diáfisis.

3- Anchura distal máxima de la diáfisis.

.12- FIBULARES.

Este hueso se presenta en Discoglossus pictus libre y de tamaño apreciablemente mayor con respecto al tibial.

En toda la muestra examinada, los fibulares poseen una cresta proximal corta, que aunque siempre pequeña, su desarrollo relativo es mayor en los individuos de más edad.

Las anomalías más corrientes consisten en diversos grados de fusión al tibial. En Cobas (41 derechos, 42 izquierdos) han aparecido 5 casos (2 derechos, 3 izquierdos) de fusión en ambos extremos, con frecuencias de 4.88 y 7.11 % respectivamente.

En La Paloma (25 derechos, 27 izquierdos) se presentan 3 casos de fusiones al tibial (2 derechos, 1 izquierdo; 8.00 y 3.70 %). En esta misma población ha aparecido un caso con gran exóstosis proliferativa distal (izquierdo, 3.70 %).

DISCOGLOSSUS PICTUS. MEDIDAS DEL FIBULAR.

MEDIDA	MONTEFARO I	LA PALOMA	COBAS
Longitud total diafisaria.			
N	85	15	27
\bar{x}	12.71	13.36	12.87
S	1.372	1.280	1.453
I obs	9.55-15.85	11.15-15.70	8.85-14.70
V	10.79	9.58	11.28

COMPARACIÓN DE MEDIAS. Discoglossus pictus. FIBULARES

MEDIDA	MONTEFARO I LA PALOMA	MONTEFARO I COBAS	LA PALOMA COBAS
Longitud total diafisaria.			
t	1.707	0.5204	1.091
\checkmark	98	110	40
P	0.05-0.1	0.6-0.7	0.2-0.3

.13- MANDÍBULA.

El género fósil Latonia, tal y como se interpreta en la sección 3- y siguientes de esta tesis, presenta una mandíbula bastante característica y diferencial con respecto a otros discoglósidos. Junto a una cresta coronoide en el angular, condición normal en muchos anuros, aparece otra (cresta para coronoide) de forma tubercular o de lámina, y perpendicular a la primera.

La interpretación que dan RAGE y VERGNAUD-GRAZZINI (1972) a este desdoblamiento, que nos parece acertada, recae en suponer una duplicación de las ramas quadrato-jugalis y squamosalis del M. temporalis, músculo que junto a otros haces del adductor mandibulae se inserta en las formas vivientes en el proceso coronoide. Estos autores interpretan que en la forma fósil la rama del cuadrado-yugal se insertaría en la cresta paracoronoide.

Como veremos en otras secciones, el género Latonia es marcadamente similar al viviente Discoglossus, por lo que nos ha parecido de gran interés el examinar al respecto un número lo suficientemente representativo de mandíbulas de este último, a fin de delimitar si al menos como anomalía se presenta una cresta paracoronoide.

Una muestra de 74 mandíbulas izquierdas de la población de Montefaro I ha proporcionado 7 casos en los que aparece un tubérculo paracoronoide. Aunque muy rudimentario, su presencia es inequívoca, y su disposición posterior y perpendicular a la cresta coronoide. La frecuencia es pues del 9.46 %.

La aparición de estos casos no impide el seguir considerando el carácter como taxonómicamente válido, pues mientras que en Discoglossus es prácticamente anómalo y muy rudimentario, en Latonia es absolutamente constante y bien desarrollado. Esta anomalía, como tantas otras, reproduce estadios fijados en otras líneas, y su estudio es posible que contribuya de manera nada desdeñable a la comprensión del proceso evolutivo.

.14- FRONTOPARIETALES.

Los frontoparietales de Discoglossus pictus se presentan siempre como elementos pares, sin producirse fusión entre las mitades derechas e izquierdas. Por comparación con Alytes, y en mayor medida Bombina, el grado de osificación de Discoglossus es grande, aunque presenta una zona central anterior no osificada de considerable extensión. Los frontoparietales carecen de ornamentación dorsal en este género.

La morfología detallada del frontoparietal no ha sido usada en taxonomía hasta fechas muy recientes. ŠPINAR, en sus artículos de 1975a y especialmente 1976a, describe por vez primera el patrón endocraneal ("endocranial pattern") de la cara ventral de este hueso en varias familias de anuros. La cara interna del frontoparietal presenta una serie de pequeñas crestas y concavidades que reflejan bastante estrechamente las estructuras subyacentes. En concreto el encéfalo, que en algunas áreas limita mediante su duramater casi directamente con el hueso, y el sistema de bolsas endolinfáticas, que rodea dorsalmente algunas áreas encefálicas, son los productores principales de este patrón endocraneal.

ŠPINAR (1976a) al realizar la anatomía comparada de este patrón ha encontrado marcadas diferencias entre familias al respecto, manteniéndose dentro de estas unidades taxonómicas bastante constante. Dentro de cada familia, con un mismo patrón básico, existen sin embargo las suficientes diferencias como para distinguir taxones menores. El estudio de estas figuras ha proporcionado un argumento muy consistente para la atribución de ciertas formas fósiles (ver sección 3-).

El material de comparación utilizado en este trabajo nos ha permitido constatar directamente la variación del patrón básico de estas figuras en varias familias, confirmando así plenamente los datos de ŠPINAR (op. cit.). Nos interesa sin embargo, antes de aplicar estos caracteres en los niveles específico y genérico, el determinar su variación en las pobla

ciones.

En las formas ornamentadas, con frontoparietales muy robustos, estos caracteres son de gran utilidad en paleontología, pues esta pieza suele conservarse bastante frecuentemente. Al respecto se ha delimitado su variación en una muestra de Pelobates cultripes de más de 400 individuos (ver capítulo VI). Aunque no conocemos ningún frontoparietal fósil de Discoglossus, ha sido preciso estudiar una pequeña muestra para poder constatar el patrón básico de los discoglósidos.

En Discoglossus pictus las figuras centrales se presentan divididas en toda la muestra (7 elementos derechos y 7 izquierdos en la población de la Cueva de los Huesos; 3 individuos en Cobas y 1 en Campos). Una porción anterior de forma elipsoidal (lám. 4.9, fig. 1,3,4 y 5) alargada, que cubre aproximadamente el telencéfalo (hemisferios y lóbulos olfativos), se encuentra separada de otra porción posterior por una discontinuidad apreciable. La porción caudal tiene forma redondeada o débilmente poligonal, correspondiendo la mitad del círculo a cada frontoparietal, y se asocia a la región mesencefálica y sacos endolinfáticos adyacentes. La discontinuidad entre ambas porciones corresponde a la región diencefálica, que está totalmente recubierta de sacos endolinfáticos y que no deja huella en el hueso.

El patrón descrito anteriormente es común a todos los discoglósidos, y es diferencial con respecto a otros anuros, habiendo sido observado en D. pictus y D. sardus por ŠPINAR (1976a), y en el primero y Alytes cisternasii por nosotros.

La variación en la forma de cada una de estas figuras es sin embargo muy grande. En la lámina 4.9 se representan los extremos de variación observados, y puede apreciarse que la forma de la figura posterior, normalmente circular (fig 1), puede alargarse anteroposteriormente (fig 5) o transversalmente (fig. 3). Esta variación, aunque reconocemos que la muestra es muy pequeña, es aproximadamente igual que la observa-

da en Pelobates cultripes (capítulo VI).

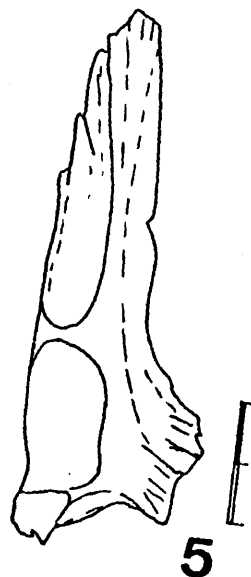
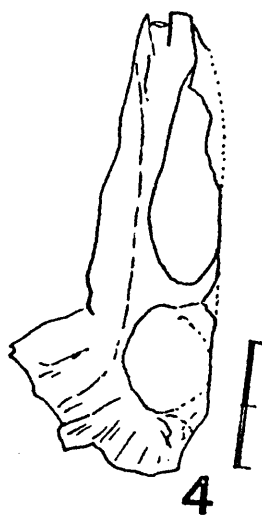
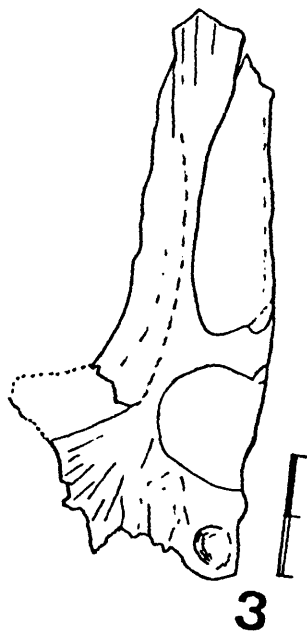
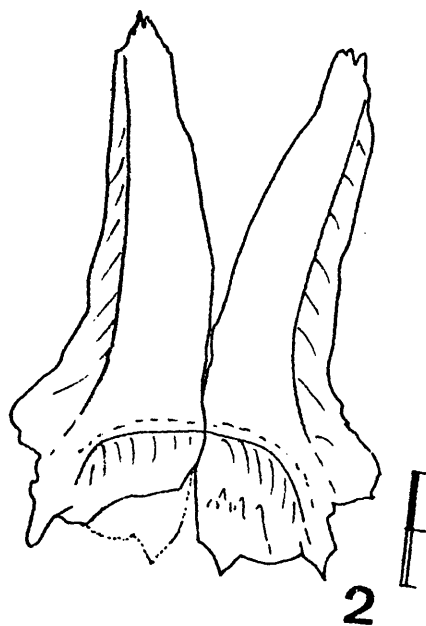
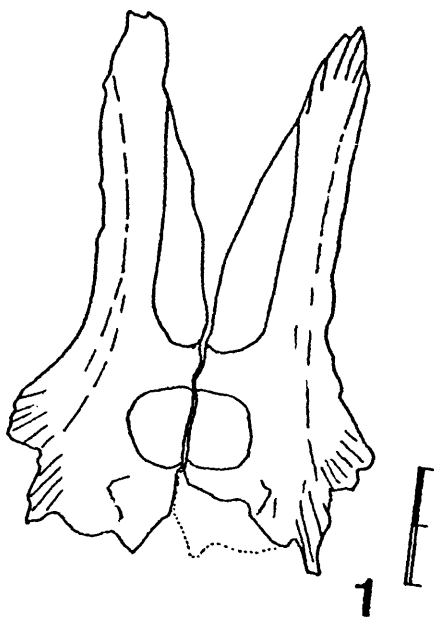
Sin embargo, no hay que perder de vista que aunque en menor medida que otros discoglósidos vivientes, D. pictus muestra ya una notable regresión del grado de osificación del techo craneal, grado que es a su vez muy variable (compárense los contornos mediales en la lámina 4.9), y que sin duda afecta al patrón endocraneal. Esta misma circunstancia explica la dificultad de observar estas figuras en Alytes, y desde luego en Bombina, con sección osificada muy pequeña. El patrón básico familiar es sin embargo constante.

LÁMINA 4.9-

Discoglossus pictus.

- Figuras 1 y 2: Frontoparietales en norma ventral y dorsal respectivamente de un individuo momificado recolectado en Cobas (Coruña).
- Figuras 3 a 5: Frontoparietales en norma ventral de la población de egagrópilas de la Cueva de los Huesos (Asturias).

LAMINA 4.9



2.4.4- CONCLUSIONES SOBRE LA VARIABILIDAD. DIFERENCIAS INTERPOPULACIONALES.

La gran diferencia existente entre la primitiva Paleontología de anfibios y la actual reside casi totalmente en la utilización moderna del concepto de variabilidad. No es necesario, por lo básico, resaltar aquí la importancia de la aplicación de este principio metodológico.

A pesar de la afirmación anterior, que creemos es universalmente compartida, no existen hasta el momento estudios de variabilidad osteológica integral, basados en series realmente numerosas, para casi ningún anuro viviente. Los trabajos de RITLAND (1955 a y b) sobre Ascaphus truei (Ascaphidae) y MADEJ (1965) sobre la columna de Bombina bombina y B. variegata, son casi únicos y muy notables excepciones. La estimación del grado de variabilidad cualitativa de los caracteres, y su aplicación al registro fósil, se ha basado pues en la observación de un pequeño número de ejemplares, en la variación entre especies de un grupo, y aun en ocasiones en una pura estimación apriorística y subjetiva.

Cabría imaginar que bastaría a los fines de un trabajo paleontológico una estimación de la variabilidad basada exclusivamente en el estudio de una población fósil. Sin embargo, y con independencia de que ese tipo de poblaciones es excepcional en paleobatracología, por ser los restos normalmente poco numerosos y fragmentarios, nos mostramos contrarios a la aplicación de este criterio por existir siempre elementos cuya atribución es insegura. Ni que decir tiene que los datos extraídos de los fósiles complementan de forma sustancial el conocimiento de la variabilidad, y que su importancia es preponderante cuando el grupo en cuestión carece de formas actuales razonablemente cercanas, situación ésta que ciertamente no se suele presentar en el estudio de batracios neógenos o cuaternarios.

Por otra parte, tampoco propugnamos la utilización única

de los grados de variabilidad inferidos de especies actuales, sino la integración de todos los resultados provenientes de estas fuentes diversas, pues como veremos, los grados de variabilidad también son variables entre los diversos grupos.

En el plano cuantitativo la situación es aún peor, pues hasta donde sabemos no se han medido, con vistas a su comparación, series numerosas de elementos óseos postcraneales, de varias poblaciones, en ninguna especie de anuro.

Variabilidad cualitativa.

Con referencia a los objetivos taxonómicos primarios, de tallados en la sección introductoria (2.4.1-), los resultados obtenidos en Discoglossus pictus pueden concretarse como sigue:

Caracteres cualitativos**.

1- Caracteres cualitativos invariables en D. pictus y diferenciales con respecto a otras especies de la familia.

- .1- Atlas:
 - Angulación entre los ejes mayores cotilares menor de 180° .
 - Relación intercotilar del tipo II.
 - Superficie ventral provista de un valle longitudinal del que parte una cresta.
- .2- Sacro.
 - Ensanchamiento moderado de las diáfisis.
 - Tamaño del cóndilo anterior similar a cada uno de los posteriores.
 - Articulación al urostilo bicondilar.
- .3- Urostilo.
 - Articulación al sacro bicotilar.

** Se exceptúan los de rango familiar.

- Presencia de un par de procesos trans-
versos.
- Presencia de una cresta dorsal.

- .4- Escápula. - Sinus interglenoidalis abierto.
- Pars acromialis desarrollada e indivi-
dualizada con respecto a la clavícula.

- .5- Coracoides - Sector medial (=distal) ligeramente en
sanchado

- .6- Ilion. - Tuber superius bien desarrollado, glo-
boso y situado por delante de la cavi-
dad acetabular.
- Presencia de cresta dorsal.
- Punta isquiática muy desarrollada.
- Foseta supracetabular rudimentaria.
- Tuber interiliaco presente.
- Pars descendens de desarrollo moderado
y con angulación cercana a 90° con res-
pecto a la pars cylindriformis.

- .8- Húmero. - Presencia de una cresta paraventral de
tamaño moderado.
- Presencia de fossa cubitus ventralis.
- Existencia de dimorfismo sexual atenua-
do en el desarrollo de las crestas dis-
tales.
- Diáfisis moderadamente incurvada, con
eminencia capitata situada asimétrica-
mente.

- .9- Radio-ulna.- Presencia de una fossa radii rudimenta-
ria.

- .10- Fémur. - Presencia de una crista femoris.

- .11- Tibiofíbula. - Presencia de una crista ossis cruris.

- .12- Fibular. - Tamaño apreciablemente mayor que el ti-
bial.
- Presencia de una crista fibularis.

.13- Mandíbula. - Ausencia de una cresta paracoronoide desarrollada en el angular. Puede presentarse como anomalía, pero entonces muy rudimentaria.

.14- Frontoparietal. - Ausencia de ornamentación dérmica.
- Muy poca reducción del grado de osificación.

2- Caracteres cualitativos variables.

a- La variación puede delimitarse mediante una tipología.

.1- Atlas. - Muesca intercotilar.

.2- Urostilo. - Relación intercotilar.

- Abertura de la cresta dorsal y arco neural de V_{10} .

b- Variación continua sin posibilidad de tipificación.

.1- Atlas. - Desarrollo de la neurapófisis.

.2- Sacro. - Desarrollo de la neurapófisis.

.3- Urostilo. - Desarrollo de los procesos transversos de V_{10} .

- Desarrollo de la neurapófisis de V_{10} .

.4- Escápula. - Desarrollo del tuber de la cresta anterior.

.5- Coracoides. - Curvatura.

Debe añadirse aquí la variación, entre ciertos límites, del grado de desarrollo de los caracteres reunidos en 1- y 2 a.

Estos resultados cualitativos constituyen nuestra base formativa para la interpretación del registro fósil de este capítulo.

Anomalías.

a- Tipificación de las anomalías.

Puede decirse que el estudio de las anomalías osteológicas en poblaciones naturales de anuros apenas ha comenzado su desarrollo. La aparición de individuos más o menos "teratológicos" ha sido tratada esporádicamente en la literatura desde tiempos muy antiguos (ver por ej. recopilación de VAN VALEN, 1974), pero se carece hasta el momento de datos concretos en muchas especies, así como de una tipología, frecuencias de aparición e interpretación para casi todas las anomalías.

Con fines meramente expositivos podemos agrupar las anomalías detectadas en D. pictus en 6 grupos, que aunque de contenido desigual y en ocasiones asociados en su actuación, permiten el tratamiento conjunto de un grupo muy heterogéneo. Estos tipos se presentan en la tabla de la página siguiente con relación a los huesos donde han aparecido.

.1- Fracturas consolidadas.

El restablecimiento de una fractura produce un callo de consolidación muy patente y fácilmente observable. Los fragmentos normalmente se unen defectuosamente, produciéndose a menudo la fijación de las condiciones de acabalgamiento y angulación entre ambos, con lo que el miembro suele quedar acortado. Estas anomalías, cuyo origen parece claramente debido a traumatismo por acción mecánica violenta, se presentan en huesos largos**, y entre ellos mucho menos frecuentemente en los elementos del miembro anterior.

Las frecuencias de estos fenómenos son muy bajas y variables entre las diversas poblaciones, como lo demuestra la comparación de los resultados obtenidos en esta sección con los descritos para la muy numerosa muestra del valle de Campos

** El urostilo y el ilion, debido a su peculiar morfología en los anuros, deben considerarse como huesos largos.

HUESO.	' Fracturas 'Sinostosis 'Exostosis 'Exostosis ' Asimetría ' Varios. '	' pseudoartrí no pseudoartrítica.	' pseudoartrí no pseudoartrítica.	' pseudoartrí no pseudoartrítica.
ATLAS	XXX	XXX	XXX	XXX
SACRO	XXX	XXX	XXX	XXX
UROSTILO	XXX	XXX	XXX	XXX
ESCÁPULA	XXX			XXX
ILION	XXX			XXX
HÚMERO	XXX		XXX	XXX
RADIO-ULNA	XXX	XXX	XXX	XXX
FÉMUR	XXX			
TIBIOFÍBULA	XXX		XXX	XXX
FIBULAR		XXX	XXX	
MANDÍBULA				XXX

(SANCHÍZ y PEREZ, 1974). RAGE (1972) se sorprende al haber detectado estos traumatismos en poblaciones fósiles pero no en su material actual de comparación; sin embargo, el fenómeno se presenta en nuestro material de forma constante, si la muestra examinada es numerosa, y como veremos con independencia de la especie de anuro de que se trate.

.2- Sinostosis.

Las fusiones de elementos se producen preponderantemente en la columna vertebral, siendo los casos más notables las fusiones V_1-V_2 , V_8-V_9 , V_8-V_9 -urostilo y V_9 -urostilo. En ocasiones la fusión no es "limpia", sino que se presenta acompañada e incluso producida por exóstosis.

.3- Exóstosis pseudoartrítica.

En estos casos la excrecencia ósea comporta una proliferación anárquica de tejido óseo, pudiendo estar asociada o no a la consolidación de fracturas. Sectores característicos de aparición son las extremidades distales de la radio-ulna y del tibial-fibular, es decir, en las articulaciones con carpo y tarso respectivamente. Desconocemos la etiología (s) de estos procesos.

.4- Exóstosis no pseudoartríticas.

Estas malformaciones se presentan normalmente en forma de rebordes, crestas o tubérculos óseos bien delimitados. Su distribución es general entre los diversos elementos del esqueleto, interviniendo frecuentemente en la formación de sinostosis.

.5- Asimetrías.

Estas malformaciones suelen aparecer fundamentalmente en la columna vertebral, no constituyendo generalmente más que casos límite de la variabilidad normal.

.6- Varios.

Se incluyen en este apartado un conjunto heterogéneo de casos no integrables en ninguno de los anteriores y que presentan el común denominador de afectar a estructuras peculiares de cada hueso. Como ejemplos podemos citar la aparición de una cresta paracoronóide en el angular o la presencia de un par supernumerario de procesos transversos en el urostilo.

b- Aspectos filogenéticos de las anomalías.

Si bien las fracturas consolidadas son producidas accidentalmente por procesos externos al individuo, las restantes malformaciones proceden de causas inmediatas internas, al menos de forma esencial. En este sentido, y así las hemos considerado, estas últimas se integran plenamente en la "variabilidad" (s.l.) de la población como parte de su plasticidad y por lo tanto de su potencial evolutivo. Ya nos hemos referido anteriormente al trabajo de VAN VALEN (1974), que realiza una recopilación bibliográfica de citas de casos y frecuencias (a veces mayoritarios en la población) de anuros con miembros supernumerarios, sirviéndole de ejemplo para perfilar un posible origen a una filogenia macroevolutiva y totalmente disruptiva desde el ángulo del registro fósil.

De la misma forma, las anomalías descritas en las poblaciones examinadas anteriormente reflejan tendencias evolutivas y/o condiciones "fijadas" (y por tanto normales) en otras formas taxonómicas. Así, las sinostosis reflejan claramente la tendencia general del Orden (concretada en muchas líneas) a reducir el número de vértebras**; las exostosis en los cotilos del atlas o urostilo, así como en los cóndilos posteriores del sacro, permiten entrever un mecanismo disruptivo en

** Aunque esta problemática no se trata en este trabajo, podemos anticipar por otros estudios en elaboración, que al parecer se presenta al respecto un curioso "gradiente de campo", pues la fusión se manifiesta con mayor frecuencia afectando al atlas o al sacro, pero no a las vértebras intermedias.

el tránsito de los tipos intercotilares del atlas (II-III) o de la articulación sacro-urostilar (mono-bicondilar). Ejemplos de condiciones fijadas en otras formas serían la aparición de un proceso paracoronóide en el angular (Latonia), de crestas laterales longitudinales en el urostilo (Latonia, Bombina, Alytes), o el cierre total del sinus interglenoidalis de la escápula (Eodiscoglossus).

Dado lo poco que se conoce actualmente acerca de las anomalías en condiciones naturales, no sería prudente excederse al conferir una especial relevancia a este tipo de procesos. Sin embargo nos parece que, ciertamente en el plano teórico y muy posiblemente como realidad histórica, el componente de anomalías de la variabilidad total ha contribuido notablemente al desarrollo filogenético, en adición al componente evolutivo basado en la variabilidad "normal" ("gaussiana") y continua. De este último componente también se presentan abundantes ejemplos en las páginas precedentes.

Sin embargo, la determinación de la importancia relativa de una u otra estrategia evolutiva requeriría el tratamiento de líneas filogenéticas concretas bien documentadas en el tiempo, así como un mejor conocimiento de las anomalías y su frecuencia de aparición en poblaciones naturales, extremos ambos en los que de momento no se ha alcanzado el nivel operativo necesario.

Algunos aspectos de la variabilidad cuantitativa.

Debido a la ausencia casi total de aspectos cuantitativos en la literatura para el esqueleto de anuros, hemos tenido gran interés en ofrecer datos de esa índole. para todos los elementos óseos, en al menos una de las formas tratadas en esta tesis. En otros capítulos sólo se ofrecerán mediciones de algunos elementos de particular significación.

Aunque la utilización de material procedente de egagrópilas es en conjunto muy favorable para el estudio de la variabi

lidad ósea, debemos señalar sin embargo que presenta en su aspecto cuantitativo dos graves limitaciones:

De una parte, al ser un material desarticulado, no es posible estudiar las correlaciones entre piezas esqueléticas distintas pertenecientes al mismo individuo. Este inconveniente podría eliminarse mediante la utilización de egagrópilas completas (no disgregadas), donde es en ocasiones factible asignar varios huesos a un mismo individuo. En las muestras estudiadas por nosotros, salvo alguna excepción (capítulo VI), no ha sido posible sin embargo utilizar este método.

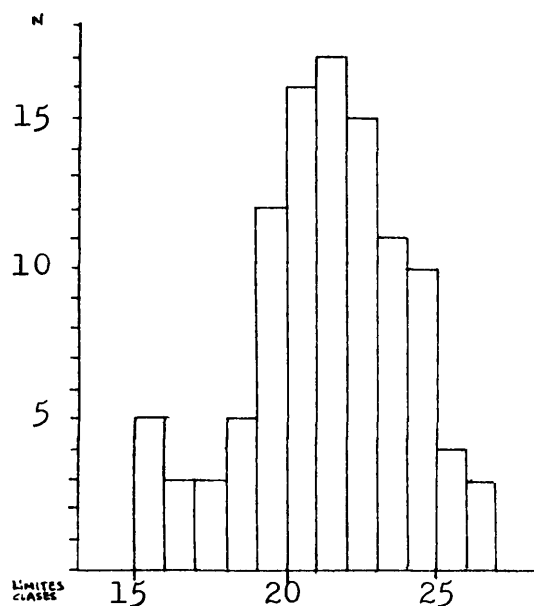
Por otra parte, una depredación diferencial sobre una particular edad del conjunto de la población puede alterar profundamente los valores estadísticos, y llegar incluso a imposibilitar la comparación de poblaciones. Sin embargo, la depredación de Tyto alba sobre anuros parece reflejar bastante estrechamente la estructura de la población en cada momento, al menos si nos es lícito extrapolar la situación comprobada en insectívoros y roedores (J.M. REY, com. pers.). Por ello, y a fin de eliminar en lo posible este inconveniente y hacer posible la comparación de poblaciones, se han utilizado en este trabajo muestras muy grandes o bien subpoblaciones tomadas al azar de las mismas. Con ésto, creemos haber muestreado un conjunto representativo del consumo anual, y por lo tanto estamos en realidad comparando resultantes. El porcentaje estimado de individuos muy jóvenes (probablemente sin completar la metamorfosis) es del orden del 8 %, a juzgar por los valores de la tibiofíbula, con clara bimodalidad en sus polígonos de frecuencia. Las poblaciones aquí definidas no representan por tanto a la real de Discoglossus pictus en una época concreta, y es posible que ni siquiera a la resultante anual de la real, sino únicamente a la resultante de la población consumida por Tyto alba. La divergencia entre las dos últimas no se conoce actualmente con exactitud.

En esta sección nos limitaremos por tanto a resaltar algunos de los aspectos cuantitativos que puedan tener interés

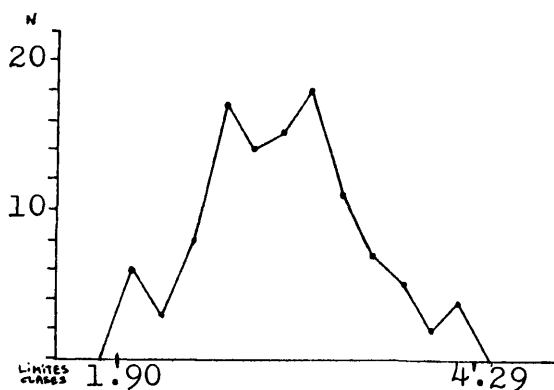
directo para este estudio, dejándo otras áreas de trabajo para estudios posteriores.(*).

.1- Aspectos generales.

El análisis univariante de las medidas muestra polígonos de frecuencias ligeramente bimodales, tal como era de esperar al quedar representada la diferencia entre los conjuntos juvenil y adulto de la población, como puede observarse en los dos ejemplos gráficos de esta página. En algún caso, como en el polígono de la derecha, existen indicios de bimodalidad central



Montefaro I. Tibiofíbula
medida 1-



Montefaro I. Tibiofíbula.
medida 3-

(¿sexual?), y aún de una agrupación de talla extrema. El estudio de las distribuciones univariantes, que coinciden a grandes rasgos con los resultados obtenidos para la tibiofíbula en otras especies por HERRERA (1973), se desvía del propósito de este trabajo, por lo que no serán desarrolladas aquí.

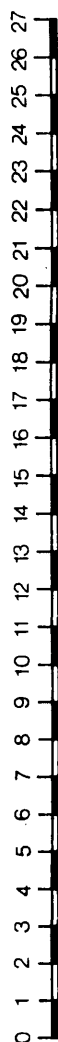
(*) Parte de estos datos forman parte de un estudio en colaboración con el Dr. J.M. REY, aún no finalizado, y centrado expresamente en los aspectos de la depredación de anuros por Tyto alba.

Los coeficientes de variación alcanzan valores muy altos para casi la totalidad de las medidas. En el diagrama de la página siguiente se muestran éstos gráficamente para las tres poblaciones. Como hemos anticipado anteriormente, estos resultados deben atribuirse a la adición sobre la variabilidad normal de un componente de heterogeneidad, basado en la mezcla de sexos y edades. Los valores de las medidas humerales de las tres poblaciones contrastan así nétamente con los coeficientes de variabilidad en una subpoblación de σ^2 adultos (ver sección descriptiva humeral). La descomposición de estos componentes de heterogeneidad sólo podría realizarse mediante comparaciones con series de individuos completos de sexo conocido.

Es de resaltar por otra parte que los coeficientes de variación alcanzan sus valores más altos para las tres poblaciones en aquellas medidas que reflejan caracteres morfológicos de mayor variabilidad cualitativa (ej. anch. espacio intercotilar del atlas), o donde el segmento óseo se continua en el vivo por áreas cartilaginosas relativamente extensas. Ambos grupos coinciden además en señalar las características cualitativas "fijadas" en otras especies, y por las que D. pictus se diferencia de forma más neta de ellas.

.2- Correlaciones.

En las secciones descriptivas hemos indicado ya para cada elemento óseo las correlaciones entre las diferentes mediciones efectuadas. Estos valores muestran en general, como era lógico esperar por analogía con otros vertebrados, correlaciones positivas y significativamente distintas de 0. Existen sin embargo dos notables excepciones. La primera es referente al atlas, donde la medida "anchura del espacio intercotilar", en todas las poblaciones, no muestra correlación significativamente distinta de 0 con ninguna otra medida. No es de extrañar por tanto que otros discoglósidos fósiles (como Latonia) hayan desarrollado el tipo III de relación intercotilar (de anchura siempre=0) manteniendo unas proporciones similares en este elemento. La segunda excepción aparece en el isquion, donde el án



- ATLAS. Anch. cotilar.
 Anch. espacio intercotilar.
 Alt. cotilar
 Alt. techo canal neural.
 Anch. máx. centrum.
 Long. máx. centrum.
 SACRO. Anch. máx. centrum.
 Long. máx. centrum.
 Anch. total máxima
 Long. máx. diapófisis.
 UROSTILO. Anch. máx. cotilos.
 Alt. máx. cotilos.
 Alt. techo. canal neural
 CORACOIDES. Anch. intumesc. glenoidalis
 Long. total.
 HÚMERO. Anch, máx. crestas distales.
 Ø ant-post. eminentia capitata.
 Long. total
 RADIO-ULNA. Long. total
 Anch. máx. faceta distal
 Anch. mín. proc. radialis
 FÉMUR. Long. total
 Anch. máx. proximal.
 Anch. máx. distal.
 TIBIOFÍBULA. Long. total
 Anch. prox. máx.
 Anch. máx. distal.
 FIBULARES. Long. total

□ : Cobas. ● : La Paloma. ★ : Montefaro I.

gulo superior isquiático está negativamente correlacionado con las restantes medidas.

.3- Comparación de poblaciones.

Entre las tres poblaciones examinadas no se han observado diferencias cualitativas de ningún tipo. En el plano cuantitativo, la comparación de las medias entre las diversas medidas y poblaciones mediante el test de la "t" de Student muestra asimismo una extrema similitud.

Para la casi totalidad de las medidas y pares de poblaciones los valores de la "t" de Student indican probabilidades superiores al 10 % de que las desviaciones observadas puedan atribuirse al azar del muestreo. Existen sin embargo algunas excepciones:

En tres ocasiones, para la long. máxima de las diapófisis sacras (Montefaro-Cobas), diámetro de la eminentia capitata (La Paloma-Cobas) y long. total diafisaria del fibular (Montefaro-La Paloma), la probabilidad de que las diferencias puedan ser atribuidas al azar del muestreo está comprendida entre el 5 y el 10 %, intervalo que una mayoría de los autores no aceptarían aún como significativo de diferencias válidas.

En dos elementos sin embargo, radio-ulna y tibiofíbula, las probabilidades de explicación por azar de muestreo son menores del 5 %. Entre Montefaro y La Paloma las probabilidades reseñadas son: 1-0.1 % (long. total radio-ulna), 5-2 % (anch. faceta distal radio-ulna) y 0.1-1 % (long. total tibiofíbula). Para esta última medida, los valores entre La Paloma y Cobas están entre el 1 y el 2 %.

Esta similitud entre las diferentes poblaciones, aún con las excepciones mencionadas, contrasta con la situación observada en Pelobates cultripes (ver capítulo VI), especie en la que las dos poblaciones examinadas (de Extremadura y de Portu-

gal) se diferencian entre sí de forma muy clara, tanto cualitativa como cuantitativamente.

3- FORMAS FÓSILES DESCRITAS.

En este apartado ofrecemos un resumen de las formas fósiles que han sido descritas hasta ahora, indicando sus principales caracteres diagnósticos, así como una estimación de su validez como grupo natural.

En algunas ocasiones (Eodiscoglossus, Scotiophryne, Zaphrissa) hemos tenido acceso directo al material de la serie tipo, aunque por desgracia esto no ha sido posible en otros casos. Debemos advertir que este apartado no constituye, ni pretende, ser una revisión exhaustiva de estos taxones, aunque pongamos de manifiesto los casos que a nuestro juicio se presentan como sinónimos o como interpretaciones equivocadas del material. Por ello, las listas de sinónimos no son completas (faltan por ejemplo muchas citas de catálogos), aunque sí creemos haber citado y discutido los estudios necesarios para realizar con confianza la mencionada evaluación. A este respecto el Zoological Record nos ha sido de gran utilidad.

3.1- DISCOGLÓSIDOS MESOZOICOS.

EODISCOGLOSSUS SANTONJAE HECHT, 1970.

- 1957 E. santonjae. Meléndez.
- 1963 E. santonjae. Hecht.
- 1970 E. santonjae. Hecht.
- 1973 E. santonjae. Estes y Reig.
- 1975 E. santonjae. Vergnaud-Grazzini y Wenz.

Eodiscoglossus santonjae es el discoglósido más antiguo conocido hasta el momento. Fué nombrado inicialmente por el Dr. J.F. de VILLALTA, quien lo presentó en un Curso de Paleontología de Sabadell (1956), pero no fué nunca publicado, correspondiendo a HECHT (1970) la primera descripción y diagnosis. Proviene del ya clásico yacimiento de Santa María de Meyá (Lérida), tradicionalmente considerado desde VIDAL (1902)

como perteneciente al Jurásico superior. Recientemente se ha puesto en duda dicha edad (SEIFFERT, 1972), aunque se acepta de forma unánime que no es más moderno que la base del Cretácico.

Aparte del holotipo, que fué descrito con gran detalle por HECHT (1970), modernas excavaciones conducidas por el Museo Nacional de Historia Natural (París), han resultado en 8 nuevos ejemplares, con lo que el hipodigma alcanza actualmente los 11 individuos (MNCNM y col. FERRER CONDAL, Tirvia, Lérida) molde y contramolde del holotipo; col. VILLALTA (1); col. AGUIRRE (1); MNHNP (8)). Todo el material ha sido descrito por VERGNAUD-GRAZZINI y WENZ (1975), quienes consideran que sólo está presente una especie, y completan y modifican en algunos puntos la descripción de HECHT (op. cit.).

Las descripciones de HECHT (1970) y VERGNAUD-GRAZZINI y WENZ (1975) son muy completas, por lo que no las repetiremos aquí, concordando con nuestras observaciones de los ejemplares del MNCNM y de la colección AGUIRRE. De interés en su relación con los nuevos discoglósidos fósiles que se describen en el presente trabajo, son los puntos siguientes:

Eodiscoglossus es de pequeña talla (cráneo más columna entre 15 y 55 mm), con techo craneal desprovisto de ornamentación dérmica. El sacro es libre y bicondilar, con diapófisis muy poco ensanchadas. Los procesos transversos de V_7 y V_8 están dirigidos hacia delante.

Es interesante observar en el trabajo de VERGNAUD-GRAZZINI y WENZ (op. cit.), aunque no se refieren explícitamente a ello, que el atlas (a juzgar por la figura 2, aparentemente muy detallada) carece de cresta ventral.

La escápula es corta y no muestra separación entre la pars acromialis y la p. glenoidalis. El coracoides se ensancha medialmente. El ilion presenta una cresta dorsal muy desarrollada.

Por estos caracteres, así como por otros no citados, la inclusión de Eodiscoglossus en la familia Discoglossidae no ofrece duda. Es también evidente, como lo prueba la morfología de ilion y sacro, que la forma viviente más similar es Discoglossus. Sin embargo, las proporciones de los diversos segmentos corporales, y la morfología de la escápula y del atlas, permiten diferenciarlo de este último. Más adelante nos ocuparemos del significado de esta morfología tan conservadora. Esta especie se conoce fundamentalmente a través de restos articulados.

SCOTIOPHRYNE PUSTULOSA ESTES, 1969.

- 1964. Near Leptodactylidae ?. Cf. Ascaphidae. Estes.
- 1969. Scotiophryne pustulosa. Estes.
- 1973. S. pustulosa. Estes y Reig.
- 1975. S. pustulosa. Vergnaud-Grazzini y Wenz.

Scotiophryne pustulosa es hasta el momento la única especie nominada de esta familia en América. La serie tipo proviene del Cretácico superior de Montana (EE.UU.; Hell Creek Formation), aunque el hipodigma comprende formas del Cretácico superior de Wyoming (EE.UU.; Lance Formation) y del Paleoceno de Montana (EE.UU.; Tongue River Formation) (ESTES, 1969), así como al parecer en el Cretácico superior de Baja California (México; en estudio por R. ESTES; observación personal.).

La diagnosis (ESTES, 1969:2) es: "A discoglossid frog with ilia most similar, among modern discoglossids, to those of Bombina, differing from the latter in having a relatively thicker ilial shaft, slightly more expanded subacetabular expansion, and in lacking a dorsal protuberance. Differs from all recent discoglossids and most fossil forms in having a sculptured dermal skull casque. Humeri like those of Bombina but relatively more robust".

VERGNAUD-GRAZZINI y WENZ (1975) han expresado dudas acerca de la atribución de Scotiophryne a los discoglósidos, pues según estas autoras, por los caracteres descritos por ESTES (op. cit.), se justificaría más una atribución a los pelobá-

tidos.

Debemos resaltar, según se deriva de nuestro examen directo de este material y de la bastante exacta descripción de ESTES (1969), que dentro de los discoglósidos las afinidades de esta forma recaerían en el grupo de Bombina. Los Bombini-nae (ver secciones 2.3 y 7.1 de este capítulo) presentan buen número de rasgos de similitud con Pelobatidae y Pelodytes, quizás adquiridos mediante un proceso de evolución paralela (interpretación que aceptaremos provisionalmente con reservas), y precisamente en los elementos esqueléticos que se conservan de Scotiophryne. Así, el ilion, con tuber superius ausente o muy rudimentario *** y carente de cresta dorsal; o el húmero, con poca asimetría en la ubicación de la eminentia capitata, cresta paraventral rudimentaria y fossa cubitus ventralis lateralmente no delimitada.

Por todo ello, no es posible, en ausencia de nuevo material, el dilucidar con precisión esta disyuntiva. Se debe notar sin embargo, que la atribución a la familia Discoglossidae de esta forma es como poco igual de plausible que las otras posibles, y que tanto Scotiophryne como Bombina presentan mayor similitud con Pelodytes que con los pelobátidos.

En cualquier caso, Scotiophryne pustulosa nos parece un taxón válido, claramente separado de cualquier discoglósido, pelodítido o pelobátido conocido, como lo probaría el tipo de ornamentación craneal (granular muy fino **), o la simple combinación de caracteres de la diagnosis. Parece pues conveniente, hasta que sean descubiertos nuevos restos (por ejemplo ver

** Preferimos no utilizar en este caso la traducción "pustular", que usaremos para describir el tipo de algunos pelobátidos y Latonia, formada por tubérculos relativamente grandes y aislados.
 *** Recordemos que sólo una de las tres especies de Bombina presenta desarrollo de tuber superius.

tebras) que permitan clarificar su status, dejar a Scotiophryne en la sección "bombinoide" de los discoglósidos.

OTROS DISCOGLÓSIDOS AMERICANOS.

Aparte de Scotiophryne, y de restos inicialmente atribuidos con duda a Barbourula (cf. Barbourula de la formación Lance, ESTES, 1964; idem de la formación Hell Creek, ESTES, BERBERIAN y MESZOELY, 1969) y actualmente atribuidos a la familia Palaeobatrachidae (ESTES y REIG, 1973), se conocen otros discoglósidos en el Cretácico terminal y Paleoceno norteamericanos.

Estas formas, que están siendo actualmente estudiadas por el Dr. ESTES (1976, com. personal.), comprenden al menos dos tipos: Una forma con especialización "fosorial" ("Alytes-like") conocida en el Cretácico superior (Hell Creek Formation; ESTES, BERBERIAN y MESZOELY, 1969) y Paleoceno superior (Fort Union Formation; ESTES, 1975); y un discoglósido del grupo del "Discoglossus" sensu lato (ver más adelante su discusión), conocido en el Cretácico terminal (Lance Formation; ESTES, 1964). Este último hemos podido estudiarlo directamente, y nos parece que, aun siendo un género nuevo, pertenece de forma muy clara a los Discoglossinii (ver sección 7.1 de este capítulo).

3.2- DISCOGLÓSIDOS CENOZOICOS.

PALEÓGENO BELGA.

HECHT y HOFFSTETTER (1962) citan un cf. Alytes o Discoglossus en el yacimiento de Dormaal (= Orsmaal) en Bélgica, de edad atribuida al límite Paleoceno-Eoceno. La cita textual es: "Une petite vertèbre sacrée munie de processus transverses petits, non dilatés, présente un condyle en avant et deux en arrière; elle appartient à un discoglossidé (cf. Alytes et Discoglossus)".

Debe ser resaltado que, de ser esta pieza un verdadero discoglósido**, sería el único del yacimiento (y si los procesos transversos no están dilatados, más cerca de Discoglossus que de Alytes), una vez que otras formas descritas en ese mismo trabajo como afines a Barbourula, especialmente abundantes en Hoogbutsel (Oligoceno medio; BONIS et alii, 1973), han sido atribuidas a palaeobatrácidos *** (VERGNAUD-GRAZZINI y HOFFSTETTER, 1972). El estudio definitivo de estas faunas del Paleógeno belga está al salir, confirmado por Hecht, Hoffstetter y Vergnaud-Grazzini (VERGNAUD-GRAZZINI y HOFFSTETTER, 1972:170). Personalmente puedo añadir que el examen detallado de una numerosa muestra de anfibios de Hoogbutsel, así como de otra más pequeña de Orsmael, y diferentes de las estudiadas por los autores antes citados, aparte de confirmarme la atribución a Palaeobatrachus del supuesto discoglósido y bufónido, ha resultado negativa en cuanto a la presencia de verdaderos discoglósidos.

OPISTHOCOELELLUS WEIGELTI KUHN, 1941.

GERMANOBATRACHUS BEURLENI KUHN, 1941.

Estos taxones, provenientes del Eoceno medio de Geiseltal (Alemania), fueron descritos por KUHN (1941), quien los atribuyó inicialmente a una familia indeterminada "probablemente nueva" (ver también KUHN, 1960), y más tarde con dudas a los Rhinophrynidae (KUHN, 1962)*. (****)

La fauna de Geiseltal, que desgraciadamente no hemos podido estudiar directamente, ofrece muy poca información de confianza, en tanto no sea evaluada de nuevo totalmente. Prácticamente todos los investigadores que han tenido acceso al

*La última interpretación de este autor que poseemos es de 1971.

*** La fauna es casi idéntica en ambos yacimientos.

**Algunos Microhylidae y Phrynomeridae, presentes en el Oligoceno inferior francés (observación inédita), tienen sacros diplosicélicos, que asociados a rotura de sus diapófisis pueden ser confundidos con los de discoglósidos "bicondilares".

**** Ver adenda al final de este capítulo.

material (de forma independiente, Estes, Hecht, Špinar y Vergnaud-Grazzini) discrepan fuertemente de la interpretación de Kuhn (véase comentario en HECHT, 1963).

Opisthocoelellus y Germanobatrachus, así como ? Rana caribicola del mismo yacimiento, son en opinión de VERGNAUD-GRAZZINI auténticos discoglósidos, con presencia de vértebras opistocélicas, sacro bicondilar con diapófisis poco dilatadas, y urostilo con procesos transversos (VERGNAUD-GRAZZINI, 1970; VERGNAUD-GRAZZINI y WENZ, 1975).

El material de Geiseltal está siendo actualmente estudiado por Špinar, quien nos ha indicado de forma preliminar que quizás estas formas sean todas coespecíficas con "Prodiscoglossus vertaizoni" (ŠPINAR, com. epistolar, 1976). El material de este yacimiento se conserva en forma bidimensional.

DISCOGLOSSUS TROSCHELII (MEYER, 1852).

- 1852. Rana Troschelii. Meyer.
- 1859. Rana meriani (parte). Lydekker.
- 1860. Rana Troschelii. Meyer.
- 1865. Alytes Troschelii. Cope.
- 1888. Rana troschelii. (:428) Zittel.
- 1888. Alytes Troschelii. (:431) Zittel.
- 1891. Discoglossus troschelii. Boulenger.
- 1960. Alytes troschelii. Friant.
- 1962. Alytes troschelii. Kuhn.
- 1966. Discoglossus troschelii. Vergnaud-Grazzini.
- 1975. D. troschelii. Vergnaud-Grazzini y Wenz.

Proveniente del yacimiento de Rott (Alemania), considerado desde antiguo como Mioceno inferior, se ha datado modernamente como Oligoceno medio (WESTPHAL, 1958)*. Al tipo descrito por MEYER (1860) como Rana, y después considerado como Alytes (COPE, 1866), atribuye BOULENGER (1891) un segundo resto de la colección del Museo Británico, demostrando su pertenencia al género Discoglossus.

* Recibimos con posterioridad a esta redacción un trabajo de TOBIEN (1974) en el que se establece la edad de Rott: MN O.

Los caracteres en que se basa esta conclusión, que nos parece perfectamente válida, incluyen entre otros proporciones de distintos huesos, morfología del frontoparietal, tamaño de nasales o prefrontales, y sacro con diapófisis poco ensanchadas. Concluye BOULENGER (op. cit.) que el ejemplar del Museo Británico está muy cerca de un Discoglossus pictus adulto y hembra, y considera al tipo como juvenil.

En esta forma articulada, la ausencia de ornamentación craneal indica, en asociación con los otros caracteres, una morfología más similar a Discoglossus que a Latonia. Sin embargo, nos parece una especie diferente de las vivientes del género, en contra de la opinión de BOULENGER (op. cit.) sobre el tamaño.

FRIANT (1960), en su revisión de los discoglósidos europeos actuales y fósiles, no está al tanto al parecer con el estudio de BOULENGER (1891), y lo considera un Alytes, aunque sin revisión del material ni crítica de las fuentes. Con ello, no diferencia claramente su Prodiscoglossus (ver más adelante), de esta forma, ni de las especies de Geiseltal, que no menciona al haber sido descritas como de familia indeterminada y probablemente nueva (KUHN, 1941). Reanudaremos esta discusión al tratar de "Prodiscoglossus" y de las formas inéditas del Quercy.

Zaphrissa eurypelis, proveniente como el anterior de los lignitos de Rott, y considerada a veces como un discoglósido, será discutida en el capítulo VI.

PRODISCOGLOSSUS VERTAIZONI FRIANT, 1944.

1944. Prodiscoglossus vertaizoni. Friant.

1960. Prodiscoglossus vertaizoni. Friant.

1975. Prodiscoglossus vertaizoni. Vergnaud-Grazzini y Wenz.

Prodiscoglossus vertaizoni proviene del yacimiento de Ver-
taizon (Puy-de-Dome, Francia), atribuido al Oligoceno superior
(Estampiense), y sólo se conoce por el holotipo y el paratipo,
este último descrito en 1960. Ambos son esqueletos articula-
dos en una misma laja.

La atribución familiar de esta forma no ofrece duda (cen-
tra opistocélicos, costillas libres en V_2-V_4 , etc.). Según
FRIANT (1960) difiere de otros discoglósidos europeos por la
talla (unos 100 mm de longitud cráneo mas columna), ciertas
proporciones de los miembros, y las diapófisis sacras no en-
sanchadas. No presenta ornamentación craneal.

VERGNAUD-GRAZZINI y WENZ (1975) discuten un caracter de
la descripción original, la orientación de los procesos trans-
versos de V_8 , que contrariamente a lo establecido por Friant
inicialmente, están dirigidos hacia delante en Discoglossus.
El material examinado por nosotros confirma plenamente esta
observación.

La separación de Prodiscoglossus con respecto a Disco-
glossus (especies vivientes), según discutiremos en la sección
4.1 de este capítulo, se basaría en última instancia en la
talla y en una supuesta medida o longitud relativa del tibial-fi-
bular. Este último caracter se basa en la atribución errónea
de un elemento del paratipo (individuo juvenil) al holotipo,
y no constituye un caracter real. Una separación generica ba-
sada solo en una talla algo superior no nos parece sólida, por
lo que consideraremos Prodiscoglossus como una sinonimia de
Discoglossus.

FRIANT (1960) no justifica la separación de esta forma
de Discoglossus troschelii, ignorando el trabajo de BOULENGER
(1891) y por lo tanto el ejemplar del Museo Británico, y man-
tiene la antigua atribución a Alytes de este último. Es posi-
ble que ambos formen en realidad una única especie, a la que
quizás cabría añadir las formas de Geiseltal, pero sólo
puede ser dilucidado mediante revisión directa del material.

EL GÉNERO LATONIA MEYER.

Bajo este título resumimos una compleja problemática, causante en gran parte del confucionismo existente en la sistemática de los discoglósidos fósiles. La interpretación que ofrecemos aquí difiere sustancialmente de la mantenida por otros autores actuales, por lo que nos extenderemos ligeramente en la discusión, a fin de se provea una adecuada justificación.

1- LATONIA SEYFRIEDI MEYER, 1843.

1843. Latonia seyfriedi. Meyer.

1845. Latonia seyfriedi. Meyer.

1865. Latonia seyfriedi. Cope.

1867. Latonia seyfriedi. Cope.

1941. Latonia seyfriedi. Kuhn.

1955. Latonia seyfriedi. Wettstein-Westersheimb.

1960. Latonia seyfriedi. Friant.

1966. Latonia seyfriedi. Vergnaud-Grazzini y Wenz

1970. Latonia seyfriedi. Vergnaud-Grazzini.

1971. Latonia seyfriedi. Kuhn.

1972. Latonia seyfriedi. Rage y Vergnaud-Grazzini.

1975. Latonia seyfriedi. Vergnaud-Grazzini y Wenz.

Latonia seyfriedi, especie tipo del género, proviene del clásico yacimiento de Oenningen, en la frontera germano-suiza, perteneciente a la MN 7 y con una datación radiométrica de 14.6 millones de años (ver capítulo III).

Aunque no hemos podido estudiar el material directamente, hemos dispuesto del molde de uno de los individuos conocidos. Se trata de un discoglósido de gran talla, el mayor de la familia, con presencia de fuerte ornamentación dérmica en el techo craneal, costillas en V_2 - V_4 con procesos tuberculares muy patentes, sacro bicondilar con diapófisis poco ensanchadas, i lion y urostilo con crestas dorsales desarrolladas.

Este material no ha sido aún revisado, aunque FRIANT (1960) menciona la existencia de nuevos ejemplares. Debe resaltarse que todo el material está constituido por restos articulados.

A nivel genérico, Latonia comparte con Discoglossus muchos de los caracteres que distinguen a éste de los otros discoglósidos vivientes, en especial del esqueleto postcraneal. Sin embargo, nos parece un género totalmente válido, en contra de algunos, y según tendremos ocasión de justificar.

2- LATONIA GIGANTEA (LARTET, 1851).

LATONIA RUGOSA (LARTET, 1851).

- 1851. Rana gigantea. Lartet.
- 1851. Rana rugosa. Lartet.
- 1852. Rana rugosa. Gervais.
- 1865. Latonia rugosa. Cope.
- 1960. Latonia rugosa. Friant.
- 1966. Cf. Rana rugosa. Vergnaud-Grazzini.
- 1972. Cf. Discoglossus giganteus. Vergnaud-Grazzini y Hoffstetter.
- 1975. Latonia gigantea. (:16); Latonia rugosa. (:19). Vergnaud-Grazzini y Wenz.

Proveniente del yacimiento de Sansan (Francia; MN 6), este anuro de vértebras opistocélicas según COPE (1865), y provisto de ornamentación craneal, carece aún de descripción adecuada. El material de Sansan es del tipo desarticulado.

"Rana rugosa", clasificada por LARTET en la misma obra (1851), por su maxilar con ornamentación parcial, claramente parece pertenecer a Latonia gigantea.

La serie tipo de este animal no hemos podido estudiarla, pero hemos tenido acceso a una reducida muestra del yacimiento de Sansan, donde aparece claramente un discoglósido miembro del género Latonia. Siendo pequeña la muestra, y existiendo la diferencia de fosilización bi-tridimensional entre San-

san y Oenningen, no es posible una comparación precisa. Con todo, tanto en talla como en los caracteres del ilion, ambas formas no se diferencian. El yacimiento de Sansan está actualmente en estudio por C. Vergnaud-Grazzini (París), quien seguramente podrá aclarar el status de estas formas, que de forma preliminar nos parecen sinónimas.

3- PROBLEMÁTICA DEL YACIMIENTO DE DEVINSKA NOVÁ VES.

El yacimiento de Devinska Nová Ves (Checoslovaquia), también conocido en la literatura bajo el nombre alemán de Neudorf, corresponde a la MN 6. La fauna batracológica fué descrita por WETTSTEIN-WESTERSHEIMB (1955), y consiste exclusivamente en restos desarticulados. El estudio directo de este material por desgracia no nos ha sido posible.

A/ DISCOGLOSSUS GIGANTEUS WETTSTEIN-WESTERSHEIMB, 1955.

La serie tipo proviene de la cata c 24/25, aunque existe material atribuido a esta especie en las catas A 36, B, C 28 y D 43, con lo que el número de restos puede considerarse como muy abundante. Es un relleno kárstico.

La descripción original (WETTSTEIN-WESTERSHEIMB, 1955) muestra un discoglósido del grupo Discoglossus sensu lato (sacro bicondilar con diapófisis poco ensanchadas, cresta dorsal en urostilo e ilion, etc.), de tamaño mucho mayor que cualquiera de las especies vivientes del género.

El estudio de la descripción, y especialmente de las láminas fotográficas que la acompañan***, donde se muestra un

***Los pies de las láminas contienen ligeros errores: En la fig. la el fragmento proximal de ilion es izquierdo y no derecho; en lb la numeración de las vértebras es errónea; el sacro está visto ventralmente y el urostilo dorsalmente, al contrario de lo establecido en el pie.

gran número de estos fósiles, nos hace dudar de la homogeneidad del mismo. La serie tipo, a la que corresponde la figura la de la lámina I, parece homogénea; en ella se aprecian sin lugar a dudas los caracteres siguientes: Presencia de crestas laterales longitudinales en el urostilo, presencia de un proceso paracoronóide en el angular, tuber superius del ilion aplanado lateralmente, con pars descendens pequeña y cresta dorsal desarrollada.

En el examen de la figura lb de la misma lámina, con una serie de 10 ilia ordenados por tamaño creciente, pueden apreciarse dos morfologías (aunque la fotografía no es muy clara): Ili (3,5,7 y 10 en especial, numerando por arriba) con un ángulo entre la pars descendens y la pars cylindriformis aproximadamente de 90° , comienzo del tuber superius prominente con respecto a la pars ascendens, tuber superius globoso con depresión de separación con la pars cylindriformis profunda; y otros ilia (en especial el sexto) con ángulo descendens-cylindriformis mayor de 90° , pars descendens más reducida, y tuber menos abultado, produciéndose una separación con respecto a la pars cylindriformis mucho menos profunda. El urostilo de esta misma figura lb, desprovisto de crestas de la lámina horizontal, no es ciertamente compatible con el de la lámina la, existiendo además diferencias de talla.

Algunas de las diferencias citadas, en especial con respecto a angulaciones, pueden parecer banales a priori, y sujetas a gran variabilidad en las poblaciones. Sin embargo, el examen al respecto de la variabilidad en varias poblaciones de Discoglossus pictus, que se ofrece en otra sección de este capítulo, nos ha convencido de su consistencia entre ciertos límites, que ciertamente se rebasan en el material de Neudorf.

Con todo, y como se demostrará posteriormente, la serie tipo de Discoglossus giganteus corresponde al género Latonia, por lo que esta sospecha de existencia de verdaderos Disco-

glossus en la muestra, agrupados también bajo "Discoglossus giganteus", no puede ser demostrada inequívocamente, dado que los cambios morfológicos durante el desarrollo ontogénico y la misma variabilidad, pueden no ser exáctamente iguales en Latonia y Discoglossus. Sin embargo, cabe resaltar que en el desarrollo del ilion en D. pictus las fases más tempranas son más similares al Latonia adulto (tuber superius menos globoso, angulación inferior algo mayor de 90° etc) que las más desarrolladas, mientras que en el material de Neudorf sucede todo lo contrario.

Pero sea esta sospecha de heterogeneidad cierta o errónea, cuestión que sólo una revisión directa puede aclarar, el problema fundamental planteado por estos fósiles reside en la serie tipo. Si ésta corresponde a un verdadero Discoglossus, la diagnosis de este género por caracteres postcraneales se ampliaría de tal forma que quedaría indistinguible de la de Latonia. Ambos géneros se distinguen bien cranealmente, y por ello, aceptando como válido el trabajo de WETTSTEIN-WESTERS-HEIMB (1955), y en ausencia de piezas craneales, los restos de estos grandes discoglósidos no podían ser asignados a uno u otro género. Así por ejemplo, y refiriéndose al D. giganteus, VERGNAUD-GRAZZINI y WENZ (1975) afirman:

"Cette espèce, de grande taille, que l'on retrouve au Pliocène supérieur d'Italie (Arondeli, Villafranca d'Asti) pourrait appartenir au même groupe que les Latonia. En effet, le spécimen type de Discoglossus giganteus ne comporte pas de pièces crâniennes, pas plus que le fossile d'Arondelli, or ces dernières sont indispensables à la diagnose de Latonia. En leur absence il semble difficile de trancher, puisque les autres éléments du squelette ne présentent pas, à notre avis, de différences morphologiques".

Debemos anticipar aquí que hemos encontrado diferencias en el esqueleto postcranial entre ambos géneros, y que lo único que impediría aplicarlas sería la aceptación de D. gigan-

teus como especie válida del género Discoglossus. En el apartado siguiente presentaremos pruebas, a nuestro juicio concluyentes, de que la serie tipo de D. giganteus corresponde al género Latonia.

B/ MIOPELOBATES ZAPFEI WETTSTEIN-WESTERSHEIMB, 1955.

En el mismo yacimiento de Neudorf, e igualmente descritos por WETTSTEIN-WESTERSHEIMB (1955), existen otros dos taxones, atribuidos a la familia Pelobatidae: Eopelobates neudorfensis y Miopelobates zapfei. El primero es un verdadero pelobátido del género Eopelobates, aunque a nivel específico se considera sinónimo de E. bayeri en la más moderna revisión del género (ESTES, 1970). La posición de Miopelobates en cambio, debe ser discutida detalladamente.

Miopelobates zapfei está basado en piezas craneales (serie tipo) y postcraneales atribuidas, formando una asociación que veremos es heterogenea. Examinemos primero la serie tipo.

Esta serie está compuesta de diversas piezas craneales (frontoparietales, nasales, escamosos y maxilares) que muestran una ornamentación dérmica de tipo pustular, basada en tubérculos y a veces crestas muy cortas, sin conexión entre sí, y de talla relativamente grande. Los frontoparietales no están separados y presentan "figuras internas centrales" (terminología del frontoparietal sigue a ŠPINAR, 1975a) divididas en un círculo o polígono central posterior y una elipse anterior alargada. Los maxilares presentan ornamentación solo en el sector postorbitario, siendo liso el resto de su superficie.

ŠPINAR (1975a) revisa el frontoparietal (holotipo), y define una nueva especie (Miopelobates fejfari) del Mioceno de Františkovy Lázně (Checoslovaquia, MN 5), basándose únicamente en ese elemento. Este autor hace notar la diferencia en

las "figuras cerebrales" de Miopelobates con respecto a Eopelobates y Pelobates. Una tercera especie de Miopelobates está en prensa por el mismo autor (ŠPINAR, com. epist. 1976).

El conjunto de elementos postcraneales atribuidos a Miopelobates zapfei (vértebras presacras, sacros, urostilo) son claramente de Pelobatidae,

El Dr. Z. Špinar, mediante el estudio de la anatomía comparada de las figuras internas del frontoparietal en anuros (actualmente en prensa; com. epist. 1976), ha llegado a la conclusión de que Miopelobates es en realidad un discoglósido. Pruebas accesorias, que reafirman esta interpretación y permiten además considerar "Miopelobates" como sinónimo de Latonia, así como que la asociación de piezas craneales de "Miopelobates" con postcraneales y mandíbula de "Discoglossus giganteus" constituye un conjunto homogéneo perteneciente al género Latonia, pueden ser resumidas en los apartados siguientes:

1- ŠPINAR (1975a, y en prensa) ha demostrado que las figuras craneales centrales de "Miopelobates" presentan un diseño (dividido, ver Fl5, f.11) sustancialmente diferente del de los pelobátidos actuales o fósiles (Eopelobates) (indiviso, ver cap. VI); y similar en cambio al de Discoglossus. Otras familias tienen diseños distintos, no relevantes en cuanto a esta polémica.

El análisis de una serie de crecimiento de Pelobates cultripes y de su variabilidad con respecto a estas figuras, realizado en otra parte de este trabajo (ver capítulo VI), muestra unos límites de constancia bastante notables, y ciertamente del mismo patrón que otros pelobátidos. Por otra parte, las figuras craneales de Discoglossus pictus también muestran esta constancia, y son del mismo estilo (no idénticas) que las de Alytes cisternassi. Con todo ello, aceptamos en apo

yo de Špinar, que el examen del diseño de las figuras internas del frontoparietal proporciona caracteres taxonómicos válidos, y que además existe un "modelo" diferente entre pelobátidos y discoglósidos. Por estas características parece claro la pertenencia de "Miopelobates" a los discoglósidos.

2- La serie tipo de "Discoglossus giganteus" presenta caracteres de Latonia diferenciales con respecto a Discoglossus (ilium con tuber superius poco globoso y angulación descendens-cylindriformis mayor de 90°; proceso paracoronoides en el angular); y de otra parte el frontoparietal de "Miopelobates", y hasta donde puede ser observado, concuerda con el de Latonia seyfriedi. Ambos conjuntos son concordantes igual en talla.

3- En la muestra examinada del yacimiento de La Grive M y L3 se presentan piezas craneales del tipo "Miopelobates" y postcraneales claras de Latonia, igualmente concordantes en talla. Asociaciones del tipo de La Grive, con un solo pelobátido bien caracterizado, y el conjunto "Miopelobates-Latonia" (y aparte ránidos o bufónidos, no relevantes en esta problemática), parecen presentarse en Františkovy Lázně (MN 5; ŠPINAR 1972, 1975a) y probablemente en Weže (MN 15; MLYNARSKI, 1961, 1976), en adición a varios de Macedonia que se describirán más adelante.

4- En Masía del Barbo II (ver más adelante) se presenta igualmente un maxilar del tipo "Miopelobates" asociado a piezas postcraneales y mandíbula de Latonia, no existiendo ningún pelobátido en el yacimiento que se haya recolectado hasta ahora. Idéntica asociación al respecto, sin pelobátidos, ha sido descrita por MLYNARSKI (1976) en Przeworno II ("Vindoboniense inferior").

Parece por lo tanto que en Neudorf las piezas craneales de "Miopelobates zapfei", corresponden a las postcraneales y

mandíbula de "Discoglossus giganteus". Se plantea así un curioso problema nomenclatorial, pues "M. zapfei" es sinónimo de "D. giganteus" por prioridad de página, pero éste debe considerarse a su vez en el género Latonia, donde ya existe una especie con el mismo nombre trivial (en Sansan, ver antes). Es muy posible sin embargo, aunque sólo el estudio directo podría demostrarlo concluyentemente, que todas estas formas (Neudorf, Sansan, Oenningen) sean en realidad únicamente miembros de una sola especie (Latonia seyfriedi), pues al menos por los caracteres que pueden extraerse de la literatura, no es posible separarlas.

La posición de los elementos postcraneales de "Miopelobates zapfei", aunque claramente de Pelobatidae, no puede ser determinada sin revisión. En adición al problema, el examen de la lámina I figura 2a de la obra de WETTSTEIN-WESTERSHEIMB (1955) nos hace sospechar que uno de los sacros fotografiados y atribuidos a Eopelobates neudorfensis pueda mejor corresponder al grupo de Pelodytes-Propelodytes que al de Eopelobates o Pelobates.

ESTES (1970a), en una notable revisión del género Eopelobates, trata Miopelobates de pasada, y lo deja en una posición incierta dentro de la filogenia de los pelobátidos. Opina que "M. zapfei" constituye una sinonimia de Pelobates robustus Bolkay, 1913, manteniendo el género Miopelobates. Las razones en que basa esta opinión proceden de la similar morfología del maxilar a juzgar por la descripción de BOLKAY (1913), por ser el único elemento de valor taxonómico comparable entre las series de huesos atribuidas a ambos taxones. En el capítulo VI se discutirá el status de Pelobates robustus, pero podemos anticipar que efectivamente se trata de un "Miopelobates".

El yacimiento de Neudorf, en relación a sus discoglósidos, presenta aún más problemas: ŠPINAR (1975b) describe una nueva especie de este yacimiento, Neusibatrachus estesi, basándose en una única escápula, que con carencia de proceso en

la pars glenoidalis adquiere una morfología sui generis, sólo previamente conocida en Neusibatrachus wilferti Seiffert, 1972, un probable paleobatrácido del Jurásico superior de Santa María de Meyá (Lérida, ver capítulo V).

En nuestra opinión, esta escápula es simplemente un ejemplar con fractura en la base del proceso de la pars glenoidalis, y concordante en todo con las típicas de Latonia, así como con las de Discoglossus (salvo en talla). Escápulas con rotura de este proceso, adquiriendo así similaridad con las de Neusibatrachus, las hemos encontrado en Discoglossus pictus (ver sección 2.4 de este capítulo), y en Latonia de La Grive, aun en muestras pequeñas, por lo que debe constituir un modo normal de rotura. En las muy detalladas láminas de ŠPINAR (1975b) puede observarse en la zona de supuesta rotura un conjunto de cavidades vacuolares, propias del tejido óseo trabecular de esa zona, según hemos observado en D. pictus con roturas en el sector. Existiendo en Neudorf Latonia, esta explicación es ciertamente mucho más simple que suponer la persistencia de un género jurásico hasta el Mioceno medio.

Podemos ahora resumir nuestra interpretación de la fauna de Neudorf en el cuadro siguiente:

TAXÓN	FAMILIA	REFERENCIA	INTERPRETACIÓN
<u>Eopelobates</u> <u>neudorfensis</u> .	Pelobatidae	Wettstein-Westersheimb 1955	<u>E. bayeri</u> . (Estes, 1970).
<u>Discoglossus</u> <u>giganteus</u> . (serie tipo)	Discoglossidae	Wettstein-Westersheimb 1955	<u>Latonia</u> cf. <u>seyfriedi</u>
<u>Miopelobates</u> <u>zapfei</u> . (serie tipo)	Pelobatidae	Wettstein-Westersheimb 1955	<u>Latonia</u> cf. <u>seyfriedi</u> .
<u>Miopelobates</u> <u>zapfei</u> . (postcraneal)	Pelobatidae	Wettstein-Westersheimb 1955	Pelobatidae
<u>Neusibatrachus</u> <u>estesii</u> .	Palaeobatrachidae	Špinar 1975b	<u>Latonia</u> cf. <u>seyfriedi</u> .

4- RESTOS ATRIBUIDOS A "DISCOGLOSSUS GIGANTEUS".

Gran parte de los yacimientos clásicos franceses, así como S. Quirze en España, cuyas batracofaunas inéditas están actualmente en estudio por C. Vergnaud-Grazzini (París), parecen contener restos atribuibles a estos discoglósidos gigantes, según ha afirmado esta autora repetidamente (VERGNAUD-GRAZZINI, 1966, 1970; VERGNAUD-GRAZZINI y HOFFSTETTER, 1972; RAGE y VERGNAUD-GRAZZINI, 1972; VERGNAUD-GRAZZINI y WENZ, 1975). Sin embargo, sólo en dos yacimientos se han atribuido restos a esta especie de Neudorf, con descripciones detalladas de los mismos.

PRZEWORNO II.

Provenientes del yacimiento de Przeworno II ("Vindoboniense inferior"; Polonia), MLYNARSKI (1976) ha descrito los restos de un discoglósido de gran talla, en su opinión específicamente idéntico al "Discoglossus giganteus" del yacimiento de Neudorf. Przeworno II es un relleno kárstico, y el discoglósido está asociado a restos no determinados de la familia Ranidae. Todos los restos son desarticulados.

El material descrito comprende ilia, sacros, vértebras presacras, maxilares, angulares, paraesfenoides, húmeros, fémures y tibiofíbulas, citándose además la presencia de radio-
ulnas, isquion, así como fragmentos de la cintura escapular, falanges, vértebras y probablemente cráneo.

Los elementos postcraneales son totalmente concordantes con Latonia a nivel genérico, y con la forma de Neudorf a nivel específico. Sólo estaría en desacuerdo la angulación de la pars descendens del ilion con respecto a la cylindriformis. En el dibujo (Lámina I, fig. 2; MLYNARSKI, op. cit.) se aprecia una angulación cercana a 90°, aunque probablemente se deba, al apreciarse gran parte del plano sinfisario, a que no esté exactamente representado en norma lateral.

Mención aparte merece el maxilar, debido a la presencia de ornamentación externa. MLYNARSKI (op. cit.) lo considera el primero conocido de la especie, aceptando literalmente las asociaciones de WETTSTEIN-WESTERSHEIMB (1955), pues este último no atribuyó ningún maxilar a "D. giganteus". En apoyo a la interpretación anterior sobre Neudorf, el maxilar de Przeworno II es muy similar a los de "Miopelobates". La brevedad en la descripción de ambos no permite una comparación de detalle, pero debido a su peculiar morfología, con ornamentación sólo en el sector postorbitario, es evidente que son perfectamente compatibles al menos a nivel genérico. Como ya hemos mencionado, en este yacimiento no se han encontrado pelobátidos. Otros aspectos de este material se discutirán posteriormente.

ARONDELLI

Proveniente del Plioceno terminal de Italia, VERGNAUD-GRAZZINI (1970) ha descrito material desarticulado de un discoglósido de gran talla, atribuyéndolo a "D. giganteus". De los caracteres de esta forma nos interesa entresacar los siguientes:

La mandíbula presenta un proceso paracoronoide en el angular. El atlas tiene un seno intercotilar pequeño; no se cita continuidad articular; en la fotografía de la lámina, aunque sin referencia a ello en el texto, se aprecia una cresta media ventral bien desarrollada. En las vértebras V_2 - V_7 el ápice neurapofisario se extiende bien por detrás del nivel distal de las postzigapófisis. Sacro bicondilar. Urostilo con crestas dorsal y laterales longitudinales. El ilion está provisto de cresta dorsal, tuber superius aplanado y ángulo de la pars descendens con respecto a la pars cylindriformis claramente mayor de 90° . Fossa cubitus ventralis del húmero poco profunda pero bien delimitada; epicóndilo ulnar grande.

Por los caracteres descritos parece clara su pertenencia

al género Latonia, y ciertamente no a Discoglossus.

5- RESTOS ATRIBUIDOS A "MIOPELOBATES".

Como ya hemos indicado, aparte del "Miopelobates zapfei" de Neudorf, se ha nombrado un "Miopelobates" fejafari en Františkovy Lázně (SPINAR, 1975a), y existe una tercera especie en prensa (SPINAR, com. epist., 1976).

Las especies de Neudorf y de Františkovy Lázně, esta última basada únicamente en el frontoparietal, sin haberse descrito otros restos, se separan solamente por una diferencia pequeña de curvatura del borde orbitario y algo menor desarrollo de ornamentación en "M. fejafari". Estas diferencias no justifican a nuestro parecer una separación específica, aunque admitimos que en ausencia de una serie numerosa de frontoparietales de Latonia en los que basar una estimación de la variabilidad de los mencionados caracteres, la opinión (tanto en pro como en contra) es meramente subjetiva. Al menos, un examen de esos caracteres en otra especie ornamentada (Pelobates cultripes), sobre una población de más de 400 individuos (ver capítulo VI), muestra unos límites de variabilidad mucho más amplios que los existentes entre ambas especies de "Miopelobates".

Hasta aquí nuestra interpretación de las formas del género Latonia según la literatura. Su discusión se reanudará en la sección 7 de este capítulo, una vez que hayamos descrito diversos restos inéditos.

ADDENDA. Con posterioridad a la redacción de estas líneas hemos recibido el trabajo de ŠPINAR (1976a) citado antes como en prensa. En él se describe muy sucintamente y basada sólo en el frontoparietal, una tercera especie de "Miopelobates", ya bajo el género Latonia (L. kolebabi). El resto proviene del yacimiento plioceno de Ivanovce en Checoslovaquia. El frontoparietal es netamente diferente de otras formas atribuidas a "Miopelobates", por lo que lo consideraremos un taxón válido bajo los mismos criterios señalados. En las secciones 4.4- y 7- se discutirá con más detalle esta especie.

DISCOGLOSSUS CF. PICTUS.

Estudiados de forma preliminar por HECHT, HOFFSTETTER y VERGNAUD-GRAZZINI (1961), y descritos en detalle por VERGNAUD-GRAZZINI (1966), los restos atribuidos a esta especie, únicos con que cuenta D. pictus para el terciario, provienen del yacimiento de Beni-Mellal (MN 7; Marruecos).

Los restos son muy poco numerosos: fragmentos de húmero (1), urostilo (1) e ilion (1), en contraste con la gran cantidad de restos de otras familias. El yacimiento es además el único donde se han descrito restos de discoglósidos prepleistocénicos en Africa***.

En la descripción de VERGNAUD-GRAZZINI (1966) se demuestra su pertenencia a los discoglósidos, y su afinidad con Discoglossus. Los caracteres más sobresalientes, extraídos de la descripción de esa autora, son:

Húmero: Ausencia de fossa cubitus ventralis (sobreentendemos "marcada"); Impresión olecraneana más alargada que Alytes o Bombina.

Ilion: Provisto de cresta dorsal; ángulo pars descendens-cylindriformis claramente mayor de 90°; pars descendens poco desarrollada.

Urostilo: Bicotilar; cresta dorsal desarrollada; no indica la autora la existencia de crestas laterales longitudinales.

Por desgracia la única indicación de tamaño en la des-

***Hemos observado la presencia de Discoglossus en el Plioceno superior de Túnez (material en estudio por J. VAN COUVERING, Boulder, Colorado, EE.UU.)

cripción es que es menor que los discoglósidos gigantes de La Grive y la escala gráfica de las figuras 11 y 13 ***, lo que imposibilita en parte su comparación con otras formas.

Como correctamente, en nuestra opinión, se establece en las conclusiones de ese trabajo, y por los mismos caracteres (morfología del tuber superius y angulación descendens-cylindriformis en el ilion), los fósiles marroquíes difieren notablemente de Discoglossus pictus **. Las descripciones de material inédito que se ofrecen en este trabajo quizás nos permitan ir algo más lejos, y poner en duda la atribución genérica. En efecto, el húmero y el urostilo de Beni-Mellal (como veremos) no ofrecen información, y el ilion de este discoglósido africano es idéntico al de los pequeños Latonia del Vallesiente español.

Los húmeros de Discoglossus y Latonia no presentan, según nuestras observaciones, caracteres diferenciales consistentes, al menos en el plano cualitativo, pudiendo sólo distinguirse por la talla, criterio no aplicable en el caso de los Latonia del Vallesiente ibérico.

Respecto al urostilo, no compartimos la sugerencia de VERGNAUD-GRAZZINI (1966) de que quizás "l'individualisation de la vèrtebre post-sacrée, qui se produit simultanément chez le fossile de Beni-Mellal et chez les fossiles européens, caractérisait peut-être un ensemble de plusieurs espèces de Discoglossus au Miocène". El urostilo en cuestión es claramente patológico, a juzgar por los dibujos y fotografía, presentando la anomalía que hemos llamado "sacralización unilateral de un proceso transversal" (ver sección 2.4), y que se conoce tanto en otras poblaciones de Discoglossus pictus (SANCHÍZ y PEREZ,

** Quizás la notación debiera haber sido Discoglossus aff. pictus.

*** Las únicas escalas de las figuras 12 y 14 no pueden corresponder a todos los elementos dibujados.

1974), como en otros discoglósidos (MADEJ, 1965; Baleaphryne, ver sección 6.4 de este capítulo). Por otra parte, los uros-tilos de Bufo con esta misma anomalía presentan morfologías idénticas, siendo muy difícil separarlos de los de Disco-glossus análogos (ver Bufonidae de la Cueva de las Hienas en este trabajo).

El bloque principal de la batracofauna de este yacimien-
to de Marruecos lo constituyen formas etiópicas, como Xeno-
pus (Pipidae), Ptychadena (Ranidae) y un Bufo sp. afín a los
miembros del grupo de especies de B. regularis. Su implica-
ción biogeográfica será discutida posteriormente.

PELOPHILUS AGASSIZII TSCHUDI, 1839.

- 1835. Bombinator oeningensis. Agassiz.
- 1839. Pelophilus Agassizii. Tschudi.
- 1843. Pelophilus Agassizii. Meyer.
- 1845. Pelophilus Agassizii. Meyer.
- 1941. Pelophilus agassizii. Kuhn.
- 1960. Pelophilus agassizii. Friant.
- 1971. Pelophilus agassizii. Kuhn.
- 1975. Pelophilus agassizii. Vergnaud-Grazzini y
Wenz.

Pelophilus agassizii proviene del clásico yacimiento de
Oenningen (MN 7). Conocido por ejemplares articulados, aun-
que en mal estado de conservación, no ha sido nunca revisado,
siendo su posición taxonómica muy incierta. VERGNAUD-GRAZZINI
y WENZ (1975) afirman que "la validité de l'espèce P. agassi-
zi nous paraît discutable".

Entre los caracteres señalados para Pelophilus conviene
notar el tipo de sacro, provisto de diapófisis fuertemente en-
sanchadas. Esta particularidad, unida a la probable ausencia
de cresta dorsal en el ilion, alejan a esta forma del grupo
Discoglossus sensu lato, y lo acercan a Bombina (Alytes tiene

alas sacrales menos ensanchadas). Debe esperarse a que esta forma sea revisada antes de que pueda ser situada con confianza en el cuadro taxonómico y filogenético de los discoglósidos.

DIPLOPELTURUS RUSCINENSIS DEPERET, 1897.

- 1897. Diplopelturus ruscinensis. Deperet.
- 1917. Diplopelturus ruscinensis. Fejérváry.
- 1941. Diplopelturus ruscinensis. Kuhn.
- 1960. Diplopelturus ruscinensis. Kuhn.
- 1961. Bufo ruscinensis. Mlynarski.
- 1972. Diplopelturus ruscinensis. Tihen.
- 1972. Diplopelturus ruscinensis. Rage y Vergnaud-Grazzini.
- 1975. Diplopelturus ruscinensis. Vergnaud-Grazzini y Wenz.

Descrito inicialmente por DEPERET (1897), y atribuido con duda a los discoglósidos, fué considerado como un bufónido por FEJÉRVÁRY (1917), opinión seguida por otros como MLYNARSKI (1961). RAGE y VERGNAUD-GRAZZINI (1972) revisan el material y describen nuevos restos no incluidos por Deperet, demostrando que Diplopelturus es sin duda un verdadero discoglósido.

El material proviene del yacimiento de Serrat d'en Vacquer, cerca de Perpignan (Francia), y corresponde a un Plioceno inferior (MN 15). Los restos son desarticulados.

Hemos tenido ocasión de estudiar en persona este material, y suscribimos totalmente la descripción y conclusiones de RAGE y VERGNAUD-GRAZZINI (op. cit.). Los caracteres más sobresalientes son: Urostilo bicondilar, con cresta dorsal, lamina horizontalis y paletas en el sector V_{s+2} . Mandíbula con proceso paracoronoide bien desarrollado en el angular. Húmero con diáfisis incurvada y fossa cubitus ventralis poco marcada.

El coracoides presenta la región media fuertemente arqueada. RAGE y VERGNAUD-GRAZZINI (op. cit.) lo consideran muy próximo de los Latonia sp. de La Grive, en estudio por uno de ellos (V-G). Esta morfología del coracoides es diferente de la propia de las especies actuales de Discoglossus.

Por los caracteres enumerados, Diplopelturus es indistinguible de Latonia, conclusión a la que llegan también RAGE y VERGNAUD-GRAZZINI (op. cit.), aunque prefieren no señalar relaciones dentro de ese género en tanto su sistemática interna no sea clarificada.

BOMBINA SP.

En el yacimiento de Arondelli (Plioceno superior italiano; MN 16), VERGNAUD-GRAZZINI (1970) describe restos poco numerosos de este género. El mal estado de conservación del material le impide intentar una determinación específica.

Con la dudosa posición taxonómica de Pelophilus excluida, estos restos son los más antiguos conocidos de Bombina en Europa occidental.

Cf. BARBOURULA.

Diversas formas fósiles han sido atribuidas a este género filipino, con base en la especial sínfisis ilíaca de este animal. El tuber interilíaco está asombrosamente desarrollado, englobando a la pars descendens, que desaparece en norma lateral, en una estructura única. En el tiempo en que estos fósiles fueron descritos, esta estructura se creía única entre los anuros.

El mejor conocimiento de la familia Palaeobatrachidae, debida especialmente a ŠPINAR (1966, 1972, 1973), así como el estudio de restos desarticulados de esta familia en yacimientos franceses (VERGNAUD-GRAZZINI y HOFFSTETTER, 1972), han

demostrado sin lugar a dudas que en lo que respecta a la sínfisis interilíaca los paleobatrácidos son muy parecidos a Bourula. Ambos se distinguen bien por otros caracteres.

De esta forma, restos atribuidos inicialmente a este curioso discoglósido, y después a Palaeobatrachidae, incluyen fósiles del Mesozoico norteamericano, del Paleoceno francés (ESTES, HECHT y HOFFSTETTER, 1967) y del paleógeno belga (HECHT y HOFFSTETTER, 1962). La discusión de este cambio de atribuciones, compartida por todos los autores citados, se encuentra en ESTES y REIG (1973).

OTROS RESTOS DE DISCOGLÓSIDOS TERCIARIOS.

Existen otras citas de discoglósidos terciarios, basadas en piezas poco diagnósticas, como cf. Alytes (STROMER, 1940; fide KUHN, 1960), o no revisadas, como un Palaeobatrachus en SCHLOSSER (1916) que fide VERGNAUD-GRAZZINI y HOFFSTETTER (1972) es en realidad un discoglósido.

También existe numeroso material inédito en el terciario europeo. Así, y aparte del material en estudio por C. Vergnaud Grazzini (París) o Z. Špinar (Praga)*, hemos podido observar en el Museo de Munich discoglósidos (de los grupos Discoglossus s.s. y Latonia en su mayoría) correspondientes a los yacimientos de Schnaitheim (Mioceno medio), Herrlingen 1 (Oligoceno), Burgmagerbein 1 (Olig. sup.), Wintershof-West (Mioc. med.), Möhren 10 (Olig. inf.) y Möhren 7 (Olig. inf.). Estos restos no se incluyen en el presente trabajo.

* En su trabajo de 1972 (lám. 183), muestra un discoglósido del grupo Discoglossus s.s., sin ornamentación craneal, del yacimiento "aquitaniense" de Bechlejovice. Ver adenda final del capítulo.

3.3- DISCOGLÓSIDOS PLEISTOCÉNICOS.

Las faunas batracológicas del Pleistoceno son en general idénticas a las actuales (RAGE, 1974), salvo algunas excepciones en los órdenes taxonómico y biogeográfico. En esta sección consideraremos las del primer grupo.

BARANOPHRYS DISCOGLOSSOIDES KRETZOI, 1956.

SPONDYLOPHRYNE VILLANYENSIS KRETZOI, 1956.

Provenientes del yacimiento de Villany 6 (Hungría), dado como Pleistoceno medio (CHALINE, 1972), KRETZOI (1956) da nombre a estos dos taxones, sin ninguna figura, y como única descripción las frases siguientes:

"Baranophrys discoglossoides n. g. n. sp.- Discoglosside aus der Gruppe Discoglossus-Ascaphus, doch anderthalbmal so gross wie Discoglossus, mit etwas abweichend gebauten Urostil".

"Spondylophryne villányensis n. g. n. sp.- Altertümlicher Typus von Baranophrys-Grösse, mit im Neuralbogen isoliertem erstem Wirbel im Urostyl".

La cita textual es suficiente como para justificar nuestra opinión de considerar ambos taxones como nomina nuda.

La opinión de MLYNARSKI (1976) de que la presencia de Lantonia ("Discoglossus giganteus" en su sistema) no puede ser excluida de Villany 6, puede ser cierta, pero sólo una descripción adecuada de los restos permitiría confirmarlo.

ALYTES GRANDIS BRUNNER, 1957.

Proveniente del yacimiento de Gössweinstein (Mindel-Riss), BRUNNER (1957) describe muy sucintamente este discoglósido. La

descripción es excesivamente corta, y la única representación gráfica es un dibujo esquemático. RAGE (1974) opina que es imposible de verificar si se trata de un Alytes con los datos publicados. Sin embargo, en el dibujo se aprecia claramente que el ilion representado posee un tuber superius situado totalmente por delante de la cavidad acetabular, alargado hacia delante, y continuado por una pequeña cresta. Estos caracteres bastan para eliminar la posibilidad de que esta forma pertenezca al género Alytes, siendo más bien indicativos de Discoglossus-Latonia, caso de que se trate de un miembro de la familia Discoglossidae (como lo sugiere la aguzada punta isquiática). En este último caso, sus relaciones son imposibles de determinar, al carecerse de una descripción adecuada***.

En adición a estos taxones, cabe destacar la presencia de Discoglossus sp., si bien en número muy pequeño (2 vértebras y algunos húmeros e ilia entre 50 000 elementos determinados) en el yacimiento del Pleistoceno medio de Abimes de la Fage (Francia; RAGE, 1972). En este caso se encuentra notablemente fuera de su área actual de distribución.

Otros discoglósidos cuaternarios representan taxones vivos, y han sido hallados en zonas no profundamente distintas de las actuales. Cabe destacar sin embargo Discoglossus sp. del Pleistoceno inferior de Ubeydiya (Israel) (HAAS, 1968) por poder constituir un representante del recientemente extinto D. nigriventer, o alguna forma relacionada.

*** El material no está depositado en ningún museo, y pertenece a los herederos del Dr.G. Brunner, por lo que no puede ser consultado de momento, en tanto se gestiona su adquisición por varias instituciones (FALBUSCH, com. personal, 1976).

4- ANÁLISIS DE YACIMIENTOS NO HISPANOS.

Como ya hemos mencionado en el capítulo introductorio de esta tesis, no es posible una evaluación correcta de las faunas batracológicas fósiles de la Península Ibérica cuando se desconoce el contexto faunístico europeo. Si quisiéramos, en el caso de los discoglósidos, utilizar únicamente los datos de la literatura para determinar los sucesivos reemplazos en Europa, estaríamos construyendo un mero castillo de naipes, que como hemos visto anteriormente (sección 3- de este capítulo) carecería de la mínima base real.

Por ello, la necesidad de estudiar directamente yacimientos no hispanos está claramente demostrada. Sin embargo, estos estudios no pueden reducirse únicamente a las faunas publicadas, que son una parte mínima de las existentes, sino que es preciso utilizar el máximo de información y analizar igualmente restos inéditos.

Para este fin, nos hemos servido esencialmente de la rica colección del Departamento de Paleontología de la Universidad Estatal de Utrecht (Holanda), cuyo estudio nos ha sido amablemente encargado por el Dr. H. DE BRUIJN, y sin cuya confianza en nosotros esta tesis no hubiera podido ser realizada con el nivel apetecido.

Para la mayoría de los yacimientos tratados no existen interferencias con los estudios actuales de otros investigadores, y así nos serviremos libremente de estos datos, incluyendo las oportunas descripciones. Entre ellos cabe resaltar el yacimiento de Oschiri (Cerdeña), y toda una serie neógena (Mioceno sup.--Plioceno) de Grecia, lo que nos permite comparar para los mismos periodos las faunas de las dos penínsulas extremas del Mediterráneo, y entrever asimismo la importancia de las paleoislands en las sustituciones faunísticas.

Por el contrario, las faunas de los yacimientos clásicos

franceses***, en su mayoría inéditas, y que constituyen el nexo obvio de unión con las numerosas descritas en Centroeuropa, están siendo actualmente revisadas por la especialista Dra. C. VERGNAUD-GRAZZINI (París). Aunque el material que hemos examinado de estos yacimientos, a veces muy numeroso como en Laugnac o Quercy, no es el que utiliza esta autora, sería ciertamente una falta de ética el incluir aquí una descripción completa, máxime cuando hemos podido detectar la presencia de especies nuevas para la ciencia.

Sin embargo, el estudio de estos yacimientos ha clarificado en gran parte nuestra visión de la problemática europea, y el no incluir ningún razonamiento al respecto supondría exigir del lector y del tribunal la aceptación de unos resultados, que se aplican en otras secciones, por mera confianza en nosotros. Si actuáramos así, incurriríamos en una grave contradicción, pues como hemos indicado reiteradamente, nuestro propio criterio metodológico ha sido el minimizar el principio de autoridad, y así hemos evaluado razonamientos de otros, pero no hemos aceptado en general opiniones cuando no se ofrecen sus fundamentos.

Este problema de interferencias se presenta únicamente en relación con los discoglósidos, pues en otros grupos nuestra información sobrepasa con creces la ofrecida por los yacimientos franceses para los objetivos propuestos.

Por todo ello, en los apartados .1 y .2 de esta sección no incluiremos descripciones, representación fotográfica, etc, ni por supuesto diagnosis de nuevas especies de estos yacimientos franceses. Creemos honestamente que la inclusión de cortas notas sobre ellos, por la brevedad y forma generalizada con que están expuestas, no constituye una falta de ética ni perjudicará el trabajo de la citada investigadora.

*** y Sant Quirze en España.

4.1-El género Discoglossus en el Oligoceno.

El substrato del que parten las faunas neógenas está constituido lógicamente por las faunas del Oligoceno. En lo referente a la familia Discoglossidae hemos podido examinar una representación relativamente abundante de diversos yacimientos del área de Quercy (Francia), así como varios ya citados en la sección 3- del Oligoceno alemán, que junto a los descritos Prodiscoglossus vertaizoni y Discoglossus troschelii forman casi la totalidad de la información existente.

Ciertamente hubiera sido muy interesante determinar la fauna ibérica del Oligoceno, pero con excepción de un resto de salamándrido del Estampiense de St. Pere dels Arquells (Lérida) y de un fragmento indeterminable de anuro de Paguera (Mallorca, ADROVER y HUEGUENEY, 1975) (ambos observaciones inéditas), no se han citado otros, ni hemos tenido acceso a colecciones españolas que pudieran contenerlos.

En el análisis de diversos yacimientos de Quercy no se ha detectado la presencia de discoglósidos con anterioridad a la "grande coupure" (DE BONIS et al., 1973; LÓPEZ y THALER, 1974), habiéndose analizado una relativamente abundante muestra de Escamps I, II, III, y IV (equivalentes en la nomenclatura holandesa a Escamps A, B etc de la francesa). Esta "grande coupure", que se observa también con claridad mediante reemplazo faunístico en los batracios, señalaría el límite Oligoceno inferior-Oligoceno medio (DE BONIS et al., op. cit.). Sin embargo, RAGE (en DE BONIS et al., op. cit.) incluye "Discoglossus cf. giganteus" en la lista faunística de Escamps y en yacimientos posteriores, lo que indicaría que, de ser cierto, la "grande coupure" no afectaría a estos discoglósidos.

Todos los restos examinados por nosotros de Quercy, y atribuibles con claridad a esta familia, proceden de yacimientos del Oligoceno medio: Fonbonne I (=Mouillac I), Belgarite IV A, Bach-R y Bach-L, Boussac III y Pendaré III B (nomenclatura holandesa).

Cuando se realizó el estudio preliminar de estas faunas creímos detectar la presencia de dos formas taxonómicas muy separadas dentro de la familia : un discoglosino y un miembro de la subfamilia Bombininae. Este último estaba representado únicamente por varios atlas, y ninguna otra pieza podía atribuírsele, a pesar de ser una muestra relativamente numerosa. El estudio de asociaciones, y no sólo de piezas individuales, sobre el que se basa nuestra metodología, nos hizo sospechar por lo tanto de la "bondad" de la atribución. En efecto, a pesar de que estos atlas son aparentemente opistocélicos, no pertenecen a un discoglósido***, sino a un pelobátido, familia en la que con bastante alta frecuencia (ver capítulo VI) los nucleos intervertebrales (que causan por fusión al centrum la condición de procelia u opistocelia) se desprenden del centrum, causando en el caso de V_1 una opistocelia aparente. El resto de los caracteres concuerda igualmente con los pelobátidos.

Una vez eliminada la posibilidad de la presencia de un bombinino, la muestra total indica la presencia de un discoglosino, sin variación aparente entre los diversos yacimientos.

Las piezas de este discoglosino aparecen con dos tamaños, pero con diferencias cualitativas mínimas. La aplicación de los resultados del análisis de variación poblacional y crecimiento del ilion en Discoglossus pictus (sección 4.2) indica, sin ser totalmente concluyente, que la probabilidad mayor corresponde a la interpretación de ambos tipos como pertenecientes a la serie de crecimiento de una misma especie. Con todo, en ausencia de mayor número de restos, que proporcionaría de ser cierta la hipótesis una serie continua, no puede desecharse la hipótesis de dualidad específica, aunque actualmente nos inclinamos a considerarla muy poco probable.

*** Única familia laurásica con esta condición de opistocelia.

Ninguna pieza craneal ornamentada ha podido atribuirse a esta forma, y por los restos presentes no se distingue a nivel genérico de Discoglossus (viviente), pero si de Latonia (por los caracteres ilíacos, y con mayor claridad en la forma de tamaño grande. Ver sección 7-), tal como entendemos este género (ver sección 3-). Esta forma se diferencia de Discoglossus pictus, D. sardus y de Eodiscoglossus (por ej. en la morfología del atlas), y en tamaño es mucho mayor que cualquiera de éstos y Discoglossus nigriventer.

Restan pues por analizar sus relaciones con Prodiscoglossus vertaizoni y Discoglossus troschellii, pues como ya hemos indicado las formas del Eoceno de Geiseltal (ver sección 3-) no ofrecen de momento información aprovechable.

Relación entre Prodiscoglossus vertaizoni y Discoglossus troschellii.

Una pequeña introducción a estos dos taxones, ambos de edad oligocénica, ha sido ya efectuada en la sección anterior de este capítulo, pero es preciso ahora discutir más extenso sus relaciones mútuas.

Como hemos indicado, FRIANT (1960) no discute las relaciones de Prodiscoglossus vertaizoni con Discoglossus troschellii, lo que en ausencia de revisión hace muy difícil ahora determinar si son dos formas muy cercanas o si se trata de una sinonimia.

Discoglossus troschellii es un verdadero Discoglossus, como demostró BOULENGER (1891), de tamaño mayor que D. pictus y proporciones entre los diversos elementos muy similares a las de éste.

Según FRIANT (1960), Prodiscoglossus difiere esencialmente de los discoglósidos actuales de Europa por los caracteres siguientes:

-- La gran talla: Alrededor de 100 mm de longitud total

mientras que los mayores Discoglossus alcanzarían de 60 a 75 mm.

-- La longitud y proporciones de los miembros posteriores.

-- Las diapófisis sacras no ensanchadas.

El tercer carácter, según se aprecia en la fotografía y dibujo (FRIANT, op. cit.), estaría basado únicamente en el sector proximal de la diapófisis derecha del holotipo, pues el sacro está muy incompleto. No difiere así del D. pictus, cuyo sector proximal diafisario está muy poco ensanchado.

Las diferencias entre Prodiscoglossus y Discoglossus residen pues en tamaño y quizás en proporciones entre las longitudes de diversos elementos del miembro posterior.

Nos vemos forzados ahora, en contra de la metodología que se sigue generalmente en este trabajo, a comparar los tamaños de estos dos animales con las medidas dadas por otros autores, pues no nos ha sido posible estudiar este material directamente. En la tabla de la página siguiente se ofrecen las medidas absolutas de ambos***, así como las del D. pictus utilizado por BOULENGER (1891), y las medidas relativas de ambos fósiles frente a las del D. pictus consideradas como 100.

Otras medidas dadas por esos autores no son comparables entre sí ni a nuestro material, o no están definidas con precisión (ej. "foot" en BOULENGER, 1891).

Todas las medidas de la tabla deben considerarse como aproximadas, dada la naturaleza de estos fósiles articulados. En el caso del urostilo de Prodiscoglossus, señalado entre paréntesis, la medición no ofrece ninguna garantía, pues está basada en una impresión del hueso e incompleta, como reconoce

*** Para D. troschelii se basan en el ejemplar del Museo Británico, por ser adulto y el holotipo un juvenil.

COMPARACIÓN DE MEDIDAS ENTRE PRODYGLOSSUS VERTAIZONI

Y DYSCOGLOSSUS TROSCHELLII.

Medidas	<u>D. troscellii</u>		<u>P. vertaizoni</u>		<u>D. pictus</u>	
	(según Boulenger, 1891)		(según Friant, 1960)		(Boulenger, 1891)	
	Abs.	Relv.	Abs.	Relv.	Abs.	
Long. total	67	121.82	100	181.82	55	
Long. cráneo	21	131.25	32	200.00	16	
Anch. cráneo	26	136.84	41	215.79	19	
Long. columna	21	116.67	30	166.67	18	
Long. fémur	27	117.39	44	191.30	23	
Long. urostilo	24	126.32	(20)	----	19	
Long. radio-ulna	--	----	15	----	--	
Long. tibiofíbula	32	123.08	(15)	----	26	
<u>L cráneo x 100</u> <u>L total</u>	31.3		32.0		29.1	
		\bar{x} 124.77		\bar{x} 191.11		
<u>L cráneo x 100</u> <u>Anch. cráneo</u>	80.8		78.0		84.2	
		v 5.87		v 9.69		
<u>L fémur x 100</u> <u>L total</u>	40.3		44.0		41.8	

la misma autora (FRIANT, 1960 : 13).

Las proporciones entre los elementos de la tabla son bastante similares en las tres formas, según se aprecia mediante la comparación de índices. Sin embargo, la talla absoluta es bien diferente, aunque al conocerse solo un individuo adulto de cada especie, la comparación es forzosamente "modal", pues se considera a cada individuo como representante específico.

La tabla siguiente muestra las medidas de estas formas que son susceptibles de ser comparadas con poblaciones de elementos desarticulados, y su transformación arbitraria en unidades relativas a un valor de \bar{x} 100 para cada elemento de la población base de Discoglossus pictus de Montefaro I.

ELEMENTOS.	<u>P. vertaizoni</u>		<u>D. troschelii</u>	
	Absolutas	Relativas	Absolutas	Relativas
Long. fémur	44	240.17	27	147.38
Long. tibial-fibular.	15	118.01	--	----
Long. radio-ulna.	15	188.21	--	----
Long. urostilo	--	----	24	140.76
Long. tibiofíbula.	--	----	32	150.02
	\bar{x}	182.13		146.05
	V	33.66		3.27

Aunque la muestra de valores comparables es muy pequeña, se observa que D. troschelii mantiene valores bastante constantes con respecto a D. pictus, mostrando un tamaño homogéneo mayor, como refleja el coeficiente de variación de 3.27. En general esto es válido para otras muchas formas y poblaciones, como tendremos ocasión de ver más adelante.

No es éste sin embargo el caso para Prodiscoglossus vertaizoni, que muestra los valores relativos heterogéneos, debido fundamentalmente a la relación de longitudes entre el tarso proximal y el fémur. Ahora bien, ya hemos visto que la relación entre la longitud del fémur y la total era del mismo orden de magnitud que en D. pictus.

Llegados a este punto debemos preguntarnos como es posible que este animal, con tamaños para los distintos elementos del orden del doble que los de D. pictus, y cuyos índices craneales no difieren de éste, presente un tibial-fibular tan corto. (***)).

Se podría considerar que representa la condición real de Prodiscoglossus, pero con independencia de que esta relación entre las longitudes del fémur y del tibial-fibular sería única entre los discoglósidos** vivientes, y su viabilidad funcional cuestionable, existe una explicación más simple para esta divergencia.

Junto al holotipo de P. vertaizoni, en la misma laja y solapándose en parte, existe otro individuo, que fué descrito como paratipo por FRIANT (1960). Ambos esqueletos están parcialmente desarticulados. Observando cuidadosamente la disposición de los elementos en ambos esqueletos (FRIANT, 1960, fig. 7, 8 y 9) nos parece mucho más probable que este tibial-fibular pertenezca al paratipo y no al holotipo, pues para lo último tendría que haber girado 180° con respecto a la tibiofibula, mientras que estaría cuasi in situ en el otro caso. Por el tamaño concuerda bien con el paratipo, individuo juvenil.

** Compárese el índice $L \text{ tibial-fibular} \times 100 / L \text{ fémur}$ de 34.09 de Prodiscoglossus con 69.38 para D. pictus, 65.18 para Alytes obstetricans, y 67.78 para Bombina orientalis.

***Recordemos que los valores relativos de la primera tabla, con elementos articulados, están referidos al D. pictus medido por Boulenger, que es a su vez claramente mayor que la media de la población de Montefaro I, sobre la que se basan los valores relativos de la segunda tabla, por ello los valores relativos de la primera son menores y no comparables a los de la segunda.

Eliminando por tanto la medición del tibial-fibular, la serie de medidas relativas** de P. vertaizoni quedaría solo con dos elementos: fémur (240.17) y radio-ulna (188.21), con una media de 214.19.

Respecto al material de Quercy, la tabla de la página siguiente muestra las medidas relativas ** de los diversos elementos que han mostrado en toda la subfamilia una mayor constancia en sus proporciones. Desafortunadamente ningún fémur atribuible a esta especie se ha conservado lo suficientemente completo para ser medido. Las medidas de la "forma grande" de Fonbonne I dan una media de 179.77 sobre el total de medidas, y una de 182.62 sobre medias de elementos. El material de Belgarite IV A proporciona valores de 193.51 y 193.43 respectivamente. Estos resultados son casi idénticos a los de la radio-ulna de P. vertaizoni. El fémur de esta especie parece en cambio mayor, sobrepasando incluso el límite superior del intervalo de confianza más alto encontrado (210.11, al 95 %, en Belgarite IV A). El tamaño de la "forma pequeña" es del mismo orden de magnitud que el D. troschelii.

Con todo, el número de elementos susceptibles de medición es muy pequeño en el material de Quercy, por lo que no estaría justificada ninguna conclusión taxonómica. Estos valores sólo indican que la forma de Quercy no se separa drásticamente en talla del P. vertaizoni, y sí en cambio de las especies vivientes y del mayor D. troschelii conocido.

Por otra parte, parece claro de todo lo expuesto que la diagnosis de Prodiscoglossus con respecto a Discoglossus quedaría reducida a un mayor tamaño global, pero no parece haber ninguna diferencia cualitativa o de proporciones. No consideramos que la posesión únicamente de una talla mayor constituya un criterio sólido de separación genérica, por lo que opinamos que Prodiscoglossus es una sinonimia de Discoglossus.

** Con respecto a las medias (tomadas como 100) del D. pictus de Montefaro I.

MEDIDAS RELATIVAS DE D. cf. vertaizoni DE QUERCY

CON RESPECTO A D. pictus DE MONTEFARO I.

MEDIDAS	FONBONNE I		BELGARITE IV A		BACH-R		BACH-L		PENDARÉ 3B
	FG	FP	FG	FP	FG	FP	FG	FP	
Anch. máx. centrum.	----	152.15	----	----	----	----	----	----	122.96
Long. máx. centrum.	----	151.24	----	----	----	----	----	----	124.87
<u>Urostilo</u>									
Anch. cotilos.	183.65	----	----	----	----	----	----	----	----
Alt. cotilos.	194.11	----	----	121.18	----	----	----	----	----
Alt. t. c. neural.	184.09	----	----	----	----	----	----	----	----
<u>Radio-ulna</u>									
Long. total (no epí fisis distal).	163.36	129.23	----	143.66	----	----	----	----	----
Long. faceta distal.	176.27	132.88	193.22	135.59	----	----	----	----	----
Anch. separación ra dio-ulnar (sector prox)	164.33	126.57	----	134.27	----	----	----	----	----
<u>Tibiofíbula</u>									
Long. total diáfisis.	----	134.32	----	----	----	----	----	----	----
Anch. prox. diáfisis.	----	122.60	186.97	152.11	147.51	172.41	----	----	----
Anch. distal diáfisis.	192.59	126.26	200.33	----	----	----	----	----	----
\bar{x}	179.77	134.41	193.51	137.36	----	----	----	----	123.92
V	6.90	8.41	3.45	8.39	----	----	----	----	----
I conf. (95%)	168.29	124.96	179.91	123.05	----	----	----	----	----
	191.25	143.86	210.11	151.67	----	----	----	----	----
\bar{x} (elementos)	182.62				----	----	----	----	----

(FG : Forma grande)
(FP : Forma pequeña)

Las relaciones entre Prodiscoglossus vertaizoni y Discoglossus troschelii no pueden clarificarse sin revisión directa, pero debe notarse que las diferencias en talla entre los dos mayores individuos conocidos de cada taxón son muy notables, aunque sus proporciones son similares. En la sección 7- de este capítulo presentaremos una tabla gráfica con los tamaños homogeneizados de los discoglósidos fósiles conocidos,

En consecuencia, y de forma totalmente provisional, adscribimos a "P. vertaizoni" la forma de Quercy como D. cf. vertaizoni, en espera de que una revisión de todas estas formas, así como el hallazgo de nuevos restos, permita clarificar la problemática.

Formas similares, determinables como Discoglossus, aparecen igualmente en el Oligoceno medio y superior alemán (ver sección 3-).

En cuanto al substrato oligocénico de las faunas neógenas, que son el objeto de este trabajo, nos parece claro que a nivel genérico el único discoglósido encontrado hasta el momento es Discoglossus. Este género se presenta con una o varias especies, pero en ningún caso con las actualmente vivientes. Es de destacar por tanto la ausencia de Latonia, muy frecuente en el Neógeno, así como de las líneas correspondientes a los actuales Alytes y Bombina. Latonia, como veremos, puede ser un derivado europeo de estos Discoglossus gigantes del Oligoceno, mientras que Bombina debe ser considerado como un probable inmigrante neógeno de origen asiático. La historia de Alytes es totalmente desconocida.

4.1- Conclusiones

1- El género Prodiscoglossus Friant, 1944, se diferencia del Discoglossus Otth, 1837, únicamente en tamaño absoluto, y no en caracteres cualitativos o proporcionales de los distintos elementos esqueléticos. No nos parece que una distinción genérica pueda basarse sólo en tamaño, por lo que consideramos a "Prodiscoglossus" como una sinonimia de Discoglossus.

2- A nivel específico, D. vertaizoni (Friant) muestra una talla mayor que cualquier especie viviente de Discoglossus y que D. troschelii (Meyer) del Oligoceno alemán. Las relaciones entre D. vertaizoni y D. troschelii no pueden ser determinadas en ausencia de revisión directa, por lo que de momento mantendremos ambas denominaciones,

3- El examen de varios yacimientos del Oligoceno medio de Quercy (Francia; material desarticulado) indica la presencia de un discoglosino, que aparece con dos tallas separadas. Por analogía con las series de crecimiento y variabilidad poblacional del D. pictus viviente, interpretamos estas formas como pertenecientes a una misma especie, aunque los resultados no son totalmente concluyentes.

4- El discoglosino hallado en Quercy, con caracteres claros de Discoglossus en su esqueleto postcraneal, es clasificado provisionalmente como Discoglossus cf. vertaizoni, en base fundamentalmente al tamaño, puesto que las diferencias del modo de fosilización bi-tridimensional y la ausencia de revisión de D. vertaizoni y D. troschelii no permiten de momento una mayor precisión.

5- Aunque las relaciones al nivel específico entre las formas preneógenas son actualmente oscuras, parece claro que el substrato oligocénico conocido de los discoglósidos europeos está constituido únicamente por el género Discoglossus. Miembros gigantes de este género pueden haber dado origen al

género Latonia, preponderante en el Mioceno.

6- No se ha detectado en nuestro examen del Oligoceno medio francés, ni en el medio-superior alemán, ningún resto atribuible a la subfamilia Bombininae. De igual forma, el género Alytes tampoco ha sido detectado en este periodo.

4.2- El Neógeno francés.

Entre los yacimientos del Neógeno francés examinados en este trabajo, han aparecido miembros de la familia Discoglossidae en los siguientes: Laugnac (MN 2), Vieux-Collonges (MN 4b), Sansan (MN 6), La Grive M (MN 7), La Grive L3 (MN 8), y Serrat d'en Vacquer (MN 15).

El material examinado es muy abundante en Laugnac (colección Universidad de Utrecht), aunque por desgracia no contenía ningún frontoparietal completo. El material de Vieux-Collonges, Sansan, La Grive (M y L3), y Serrat d'en Vacquer, procede de la colección del Departamento de Paleontología de la Universidad de Lyon**. Con independencia del último yacimiento (localidad típica de "Diplopelturus ruscinensis" Deperet) recientemente revisado (RAGE y VERGNAUD-GRAZZINI, 1972, ver sección 3-), el resto se encuentra actualmente inédito o en revisión por la Dra. C. Vergnaud-Grazzini (París), por lo que como hemos indicado anteriormente no ofrecemos descripciones detalladas.

El único género de discoglósido presente en las muestras es Latonia, interpretado tal y como hemos discutido anteriormente, esto es, englobando las piezas craneales de "Miopelobates" (ver sección 3-).

Dada la gran cantidad de especies descritas, atribuidas directamente a Latonia o a "Miopelobates", interesaba perfilar si este género se presenta con una radiación miocénica real, o si por el contrario se trata únicamente de una proliferación ficticia de especies nominales. Este dato no puede obtenerse directamente mediante la crítica de las descripciones originales, pues al haber sido considerado "Miopelobates" como pelobátido y discutirse únicamente su frontoparietal (ver sección 3-), su correspondencia con las especies de Latonia no se ha realizado.

** Parte examinado en esa Universidad y parte en préstamo al Dr. R. Estes en San Diego (California).

Los resultados obtenidos han sido intermedios. De una parte, y para los elementos comparables, no se han obtenido diferencias claras entre las formas de Sansan y La Grive (M y L3) con respecto a las descritas para Neudorf, Frantiskovy Lazné o Przeworno II, yacimientos todos ellos cercanos en el tiempo. Las diferencias, extrapolando la variabilidad de Disco-glossus pictus para los elementos postcraneales y la de Pelobates cultripes para restos craneales**, no nos parecen significativas. Tómese sin embargo esta afirmación con las debidas reservas, pues ni las series son numerosas en valor absoluto, ni todos los elementos comparables, y el análisis de los diferentes géneros de la familia indica una homogeneidad interna muy alta. Todas estas formas parecen perfectamente compatibles con la especie tipo, Latonia seyfriedi del yacimiento de Oenningen (MN 7), a la que provisionalmente pueden adscribirse como Latonia cf. seyfriedi.

De otra parte, las formas de Laugnac y de Vieux-Collonges muestran diferencias significativas, bajo los mismos criterios de extrapolación de variabilidades del D. pictus y P. cultripes, con respecto al bloque anterior.

Por desgracia las formas de Laugnac y Vieux-Collonges no son directamente comparables entre sí en elementos significativos de las muestras examinadas. Por ello cabe aquí determinar un mínimo de una y un máximo de dos especies nuevas.

La forma pliocénica "Diplopelturus ruscinensis", por el escaso número de elementos que se conocen, no puede ser situada de momento dentro de este contexto. Hagamos notar sin embargo, que la serie continúa de yacimientos de Macedonia que se describirá (ver 4.4), muestra la persistencia también hasta el Plioceno de un tercer grupo de formas.

La presencia de Latonia como único género de discoglósido

** Debido a la ausencia de discoglósidos actuales con ornamentación craneal, se ha tomado como más cercana la de esta especie de una familia también "primitiva".

determinado en el Neógeno francés, no prueba en absoluto la ausencia de otras formas, pues conviene recordar que los anfibios son fósiles raros, poco abundantes, y sobre los que se han realizado pocas investigaciones. Además, el bloque de los yacimientos de Vieux-Collonges, Sansan, La Grive M y L3, Neudorf, Frantiskovy Lazné y Przeworno II, es de origen kárstico, y vamos a tener ocasión de probar que las asociaciones batracológicas reflejan en alto grado esta peculiar tafocenosis (ver capítulo XIII).

4.3- Oschiri (Cerdeña).

El descubrimiento del yacimiento de Oschiri, en la isla de Cerdeña (DE BRUIJN y RÜMKE, 1974), es ciertamente de gran importancia para la comprensión de la filogenia, y especialmente de la biogeografía, de los discoglósidos europeos.

La composición de la fauna de roedores e insectívoros de Oschiri indica con claridad que en el tiempo de formación del yacimiento, éste pertenecía a una isla. Las condiciones de aislamiento con respecto al bloque continental europeo debieron haber persistido un tiempo lo suficientemente largo como para permitir que la familia Ctenodactylidae de roedores africanos radiara en condiciones endémicas hasta ocupar nichos ecológicos correspondientes a los Lagomorpha y Castoridae en las faunas continentales (DE BRUIJN y RÜMKE, op. cit.).

El endemismo de los micromamíferos presentes dificulta en gran manera la datación del yacimiento, pero como ya hemos indicado en el capítulo III, el intervalo posible corresponde al "Aquitaniense" medio o superior, o al "Burdigaliense" basal, con máxima probabilidad en la MN 2 de MEIN (1975).

Este yacimiento ha proporcionado una numerosa, pero poco variada, fauna batracológica. La asociación está compuesta exclusivamente por dos especies: un discoglósido entre los anuros, y Salamandrina cf. terdigitata entre los urodelos (ver capítulo XI).

Género Discoglossus

Discoglossus aff. sardus.

Material: La totalidad pertenece a la colección del Instituto Geológico de la Universidad Estatal de Utrecht (Holanda; UU).

Atlas: 3 elementos; siglas O.S. Anf N^{OS} 24, 25 y 26.

Sacros: 13; N^{OS} 1 al 13.

Urostilos: 5; N^{os} 14 al 18.
 Escápulas: Derechas: 4; N^{os} 19,21,23 y 114.
 Izquierdas: 3; N^{os} 20,22 y 115.
 Ilia: Derechos: 10; N^{os} 27,30,32,34,36,37,39,41,44,48.
 Izquierdos: 11; N^{os} 28,29,31,33,35,38,40,42,43,46
 y 47.
 Húmeros: Derechos: 5; N^{os} 60,62,64,67,68.
 Izquierdos: 17; N^{os} 49 al 59,61,63,65,66,69,70.
 Fragmentos fémur: 1; N^o 102.
 Fragmentos tibiofíbula: Proximales: 1; N^o 104.
 Distales: 5; N^{os} 105 al 109.
 Centrales: 1; N^o 103.
 Maxilar: 1; N^o 110.
 Coracoides: Derechos: 1; N^o 112.
 Izquierdos: 1; N^o 113.
 Isquion: 12; N^{os} 89 al 100.
 Radio-ulnas: Derechas: 11; N^{os} 71 al 75, 78,80,81,83,86
 y 88.
 Izquierdas: 7; N^{os} 76,77,79,82,84,85,87.
 Fragmento distal: 1; N^o 101.

Descripción.

Atlas.

(Lámina F4, fig. 1 a 6), (Lámina 4.10, fig. 1 a 6).

Se conservan en la muestra 3 V₁. Todos han perdido el arco neural. Las cavidades cotiloides son alargadas y ligeramente incurvadas hacia delante en su sector lateral, su forma es aproximadamente elíptica, con tendencia a la de gaita en un caso. Los ejes mayores de las elipses forman un ángulo menor de 180°.

La relación intercotilar es muy peculiar. En dos casos los cotilos son confluentes, produciéndose una continuidad de las superficies articulares mediante una estrecha banda de unión con forma de V. En un caso la banda ventral está menos marcada, por producirse un ligero entrante en el seno interco

tilar, pero existe además continuidad mediante una banda en el plano dorsal de la lámina intercotilar.

Ventralmente los 3 elementos presentan una cresta media longitudinal, en uno de los casos muy desarrollada. El cotilo posterior se implanta bruscamente. Estos atlas no son planos ventralmente, sino que presentan una depresión media desde donde se inicia la cresta.

Sacros.

(Lámina F4, fig. 20, 24, 25 y 26).

Se conservan 13 sacros, aunque ninguno con las diapófisis completas. El cóndilo anterior es de tamaño parecido a cada uno de los posteriores. Concuerda con los propios de Dis-coglossus pictus y D. sardus en los pocos caracteres observables, aunque los lados del arco neural parecen algo más robustos. Esta zona está sometida sin embargo a una gran variabilidad en D. pictus.

Urostilos.

(Lámina F 4; fig. 18 y 21), (Lám. 4.11; fig. 2 y 3).

En la muestra han aparecido 5 fragmentos proximales de urostilo. Estas piezas son robustas con relación a su talla absoluta. La articulación al sacro es bicotilar, siendo la relación entre los cotilos en dos casos de tangencia, y en dos de ligera separación (condición juvenil, ver sección 2.4), no pudiendo determinarse en el quinto. El canal neural es relativamente grande y casi circular.

La cresta dorsal está bien desarrollada, y hasta donde se observa, abierta. Procesos transversos bien desarrollados, muy fuertes y de base ancha. No han aparecido indicios de procesos transversos correspondientes a V_{11} , ni tampoco crestas o láminas laterales longitudinales.

Escápulas.

(Lám. F 4, fig. 7 a 9), (Lám. 4.10, fig. 7 a 9)
(lám. 4.11; fig. 4).

La muestra comprende 7 escápulas, 4 derechas y 3 izquierdas. Son piezas cortas, con sinus interglenoidalis abierto y cresta en el margo anterior. Son muy semejantes a las de Dis-
coglossus pictus y D. sardus, aunque el desarrollo de la cresta del margo anterior parece menor.

Ilion.

(Lám. F 4, fig. 14 a 17, 22 y 23), (lám. 4.11, fig. 1 y 7).

Se conservan 21 fragmentos proximales de ilion (10 derechos y 11 izquierdos). Estos elementos presentan un tuber superius globoso, situado delante de la cavidad acetabular y separado por una depresión profunda de la pars cylindriformis. La foseta supracetabular es rudimentaria. Cresta dorsal presente y desarrollada.

La pars descendens tiene un tamaño moderado, y produce una angulación con respecto a la pars cylindriformis cercana a 90° , aunque es difícil determinarlo en el material, debido a que solo se conservan los sectores iniciales de la pars cylindriformis. Tuber interiliaco presente aunque poco desarrollado.

Estas piezas son en general más robustas en relación a su talla que las propias de las especies vivientes, especialmente en el sector inicial de la pars cylindriformis, que forma una depresión abrupta en su unión con la pars descendens y el borde acetabular.

La punta isquiática es larga, pero no forma un ángulo cercano a 90° con la parte posterior del tuber superius de forma clara, como en las especies vivientes del género, sino que

al ser proporcionalmente mayor la altura entre el borde acetabular y el de la pars ascendens en el sector de la foseta supracetabular (norma lateral), esta angulación solo es incipiente.

Húmero.

(Lám. F 4; fig. 29 a 41), (Lám. 4.11, fig. 5 y 6).

Se conservan 22 fragmentos distales, curiosamente 17 izquierdos y solo 5 derechos. Eminentia capitata bien esférica, ligeramente desplazada con respecto al eje mayor diafisario. Fossa cubitus ventralis presente aunque poco desarrollada. El epicondylus ulnaris no alcanza el nivel distal de la eminentia capitata. Epicondylus radialis reducido.

Crestas distales poco desarrolladas en la mayoría, la lateralis siempre menor, respondiendo al patrón preponderantemente juvenil de esta muestra. En tres casos estas crestas están sin embargo más desarrolladas, lo que puede interpretarse en términos del dimorfismo sexual normal en estos anfibios.

Estas piezas coinciden en todos los caracteres observables con Discoglossus, pero este elemento refleja muy pocas diferencias específicas dentro del género.

Varios.

(Lám. F 4; fig. 12, 13, 27 y 28).

Se conservan 18 fragmentos proximales de radio-ulna (11 derechos y 7 izquierdos), y uno distal, con una pequeña fossa radii en el borde anterior los primeros. La muestra contiene asimismo 12 isquiones, 1 fragmento de fémur y 7 de tibiofíbula. Estos elementos, poco informativos en el plano taxonómico, son en cambio de utilidad en la determinación de tamaños.

Con adición a lo expuesto, han aparecido también 2 frag

mentos basales de coracoides (1 derecho y 1 izquierdo), y un fragmento de maxilar izquierdo no ornamentado. Este último con mayor número de dientes en el tramo conservado (17 desde el proceso preorbitario) que lo normal en D. pictus (14), siendo además algo más rectilíneo.

Es de destacar la ausencia de vértebras presacras en la muestra.

Medidas.

Como complemento de la descripción morfológica se presentan en las páginas siguientes las medidas absolutas y relativas de este material.

Discusión.

Todos los elementos descritos son perfectamente compatibles, tanto morfológica como cuantitativamente, formando un conjunto homogéneo. Por ello, no tenemos dudas al asignar todo el material de anuros del yacimiento a una única especie. Esta forma, e igualmente por la totalidad del material, es inequívocamente un discoglósido, pues reúne claramente los caracteres diagnósticos ya reseñados (sección 2.1).

La combinación de cresta dorsal en ilion y urostilo, junto con la posesión de un sacro bicondilar, indica su pertenencia a los Discoglossini. Dentro de esta tribu, la posesión de una cresta ventral en el atlas y una escápula con sinus interglenoidalis abierto, separa esta forma de Eodiscoglossus, mientras que la ausencia de ornamentación en el maxilar, además de la "globosidad" del tuber superius ilíaco, lo diferencia de Latonia. Por todos sus caracteres concuerda perfectamente con Discoglossus, género al que no tenemos reparos en adscribir la forma de Oschiri.

Cuando se compara esta forma de Oschiri con las especies conocidas de Discoglossus, resalta inmediatamente el atlas por

su peculiar relación intercotilar. Discoglossus pictus presenta una relación del tipo II de LYNCH (1971), no produciéndose continuidad articular. Este carácter es al parecer constante, pues aunque diversas malformaciones afectan al borde medio cotilar (ver sección 2.4), nunca se ha observado que se llegue a una verdadera continuidad entre ambas superficies articulares. La forma de Oschiri se separa bien de D. pictus por este carácter.

Discoglossus sardus y D. vertaizoni, este último en el caso de que nuestra atribución del material desarticulado de Quercy a esta especie sea correcta (ver anteriormente en esta sección), presentan el tipo III de relación cotilar, con continuidad articular. Sin embargo, la continuidad es simple, sin la inflexión en forma de V tan marcada de la forma de Oschiri^{**}. La relación intercotilar es desconocida en D. nigriventer, pues no puede observarse en las radiografías (ver sección 2,2), y lo sería en D. troschelii y D. vertaizoni caso que sean distintos y el segundo no corresponda al material de Quercy. De estos dos últimos se separa la forma paleosarda por una gran diferencia de tamaño.

Otros elementos son menos informativos, sin embargo debemos resaltar las diferencias ilíacas en forma de tuber, menos alto que D. pictus o D. sardus, con angulación superior diferente, y en especial la relativa mayor robustez de la forma en discusión con respecto a las tres vivientes, según se aprecia claramente en el urostilo, aunque su tamaño absoluto es nétamente menor que el de D. pictus.

Por todo ello, parece que la forma conocida más similar es Discoglossus sardus, del que cualitativamente se diferencia sólo por la complejidad de la relación intercotilar, aunque ambos tienen continuidad articular, y por tanto la diferencia sería en última instancia de grado.

^{**} Quizás la W que forma Alytes cisternasii sea la estructura compleja más parecida.

La asignación taxonómica de esta forma es difícil. Puede considerarse incluida dentro de la especie Discoglossus sardus o por el contrario podemos considerarla como una especie nueva, pero no parece que por estos restos se justifique una asignación a otra especie de Discoglossus.

Con independencia de los elementos que no se han preservado en Oschiri, y que presentan caracteres taxonómicos importantes (ej. el frontoparietal), las diferencias entre la forma fósil y el viviente D. sardus son pequeñas. Esto no es de extrañar, pues como ya hemos comentado, la homogeneidad dentro de cada género de discoglósidos es muy marcada. De confirmarse la estabilidad de la relación intercotilar en D. sardus (continuidad simple), el grado de divergencia de la forma de Oschiri con respecto a la viviente en la isla sería comparable a la que presentan en los mismos elementos D. pictus y D. sardus, Bombina bombina y B. variegata, y hasta Alytes obstetricans y A. cisternasii.

Si bien nos parece que la relativa mayor robustez de la forma fósil para una talla equiparable (más acentuada si se recuerda que el bloque de la muestra es típicamente juvenil), así como la peculiar estructura del atlas, indican la probabilidad de que estemos frente a una especie nueva, no vamos a diagnosticarla formalmente en este trabajo. Es preferible, como ya hemos indicado en los principios metodológicos (capítulo II), esperar a tener la posibilidad de determinar la variación (especialmente del atlas) en poblaciones de D. sardus, así como de D. nigriventer **, antes de basar una diagnosis extrapolando la variabilidad de D. pictus a la reducida muestra de D. sardus con que hemos contado.

Con todo, no consideramos que en lo referente a nuestros objetivos este problema tenga una especial significación. Si el Discoglossus aff. sardus de Oschiri pertenece realmente a una especie diferente, los datos morfológicos que se poseen

** Mediante el estudio de fósiles pleistocénicos u holocenos de Israel.

indican que debe considerarse como antecesora filogenética directa del viviente D. sardus, tanto bajo un prisma sistemático de tipo cladístico, como fenético o clásico (ver sección 7-), pero no en cambio de D. pictus.

A pesar del trabajo de KNOEPFFLER (1961), D. sardus ha sido considerado posteriormente como una mera subespecie de D. pictus, o al menos como un problema no resuelto. En nuestra opinión, la fauna de Oschiri aclara notablemente este problema, en el sentido de apoyar la interpretación de ambas especies como válidas. En la sección 7- de este capítulo discutiremos más ámpliamente estos extremos.

Discoglossus aff. sardus. OSCHIRI (CERDEÑA). MEDIDAS.

<u>SACROS.</u>	#	Anchura cón- dilos post.	Long. centrum'	<u>Long x 100</u> Anch.
	1	2.45	2.29	93.47
	2	1.52	1.23	80.92
	3	1.97	1.97	100.00
	4	--	1.39	--
	5	--	--	--
	6	1.68	1.63	97.02
	7	1.59	1.46	91.82
	8	2.13	1.94	91.07
	9	2.14	2.00	93.46
	10	1.92	1.86	96.87
	11	1.67	1.53	91.62
	12	2.02	1.98	98.02
	13	1.92	1.72	89.58
	N	11	12	11
	\bar{x}	1.91	1.75	93.08
	S	0.278	0.309	5.199
	V	14.56	17.67	5.59

<u>ATLAS.</u>	#	Anch. cotilo	Alt. cotilo	Anch. centrum	Long. centrum	<u>L x 100</u> Anch. centrum
	24	1.86	1.61	(3.72)	2.34	62.90
	25	1.67	1.06	(3.34)	1.71	51.20
	26	1.41	0.97	3.01	1.38	45.85
	\bar{x}	1.65	1.21	3.36	1.81	53.32

() : Estimado a partir de la mitad completa.

Discoglossus aff. sardus. OSCHIRI (CERDEÑA). MEDIDAS.UROSTILO.

Medida.	14	16	17	15	\bar{x}
Anch. co-tilos.	1.90	2.02	1.98	1.77	1.92
Alt, coti-los.	0.79	0.87	0.77	0.63	0.76
Alt. techo canal neu-ral.	1.35	--	--	--	1.35
$\frac{\text{Alt} \times 100}{\text{Anch.}}$	41.58	43.07	38.89	35.59	39.78

ESCÁPULA.

Medida.	19	20	22	23	\bar{x}
Long. mar- go poste- rior***	1.96	1.60	1.86	2.15	1.89
Long. mar- go supras- capularis.	3.57	2.53	(3.35)*	3.84	3.32

HÚMEROS.

#	Anch. máx. cres- tas dist.	Ø ant- post. emi- nentia c.	#	Anch. máx. cres- tas dist.	Ø ant- post. emi- nentia c.
49	1.10	--	56	2.43	--
50	3.48	--	59	2.22	--
51	3.84	--	60	2.06	--
52	3.01	2.04	61	1.93	--
53	1.99	1.31	62	0.02	--
54	1.99	(1.72)*	63	2.18	--
67	--	1.77	69	2.22	1.53

* Estimación, la pieza está ligeramente deteriorada.

*** Corresponde a la diferencia entre las medidas 3 - 4 de Discoglossus pictus (ver capítulo II).

Discoglossus aff. sardus. OSCHIRI (CERDEÑA). MEDIDAS.

HÚMEROS (Cont.).

	' Anchura máx. ' Diámetro ant- crestas distal. post. eminent.	
N	13	5
\bar{x}	2.38	1.67
S	0.710	0.273
V	9.90	16.32

ISQUION.

#	' Long. ' acetábulo	Long. total.	' Angulo ' isquiático	Alt. total	' Anch. ' total
89	1.65	--	56°	3.27	1.98
90	2.64	--	58°	4.69	3.04
91	2.24	2,75	56°	4.53	2.62
93	2.53	2.80	55°	4.79	2,85
94	1.74	--	--	--	--
95	2.18	2.82	59°	4.47	2.32
97	2.19	2.84	61°	--	2.88
99	2.20	2.80	62°	4.45	2.61
N	8	5	7	6	7
\bar{x}	2.17	2.80	58°	4.37	2.61
S	0.341	0.033	2.67	0.553	0.364
V	15.69	1.20	4.60	12.67	13.94

RADIO-ULNAS.

#	'Anch. mínima separación <u>ra</u> dio-ulnar.	#	' Anchura <u>míni</u> ma de separa- ción radio-ul- nar.		
71	0.51	79	1.14	N	10
73	0.36	80	1.22	\bar{x}	1.08
75	1.36	81	1.26	S	0.369
77	1.02	86	1.05	V	34.33
78	1.32	88	1.51		

Discoglossus aff. sardus. OSCHIRI (CERDEÑA). MEDIDAS.

MEDIDAS		ABSOLUTAS	RELATIVAS*
<u>Sacro.</u>			
Anchura centrum.		1.91	91.39
Longitud centrum.		1.75	87.06
<u>Urostilo.</u>			
Anchura cotilos.		1.92	92.31
Altura cotilos.		0.76	88.37
<u>Atlas.</u>			
Anchura centrum.		3.36	78.69
Longitud centrum.		1.81	77.02
<u>Radio-ulna.</u>			
Anchura mínima de separación radio- ulnar.		1.08	75.52
<u>Isquion.</u>			
Longitud acetábulo.		2.17	84.77
Longitud total.		2.80	94.91
Altura total.		4.37	84.20
Anchura total.		2.61	85.02
	<u>(por medidas)</u>	<u>(por medias de elementos)</u>	
N	11	5	
\bar{x}	85.39	84.03	
\bar{v}	7.41	8.15	

* Relativas a las \bar{x} correspondientes, consideradas 100, de la población de *D. pictus* de Montefaro I.

LÁMINA 4.10.-

- Figuras 1 a 6- Discoglossus aff. sardus. Oschi
ri (Cerdeña). 3 atlas en normas
anterior y ventral.
- Figuras 7 y 8- Discoglossus aff. sardus. Oschi
ri (Cerdeña). Escápulas derechas.
Norma externa.
- Figura 9- Discoglossus aff. sardus. Oschi
ri (Cerdeña). Escápula izquier-
da. Norma externa.
- Figura 10- Discoglossus aff. sardus. Oschi
ri Cerdeña). Ilion derecho. Nor
ma lateral.

LAMINA 4.10

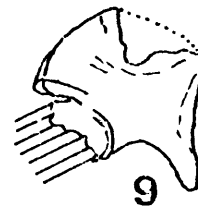
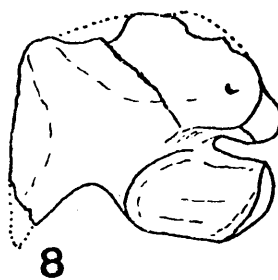
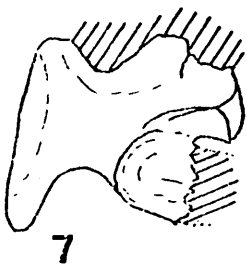
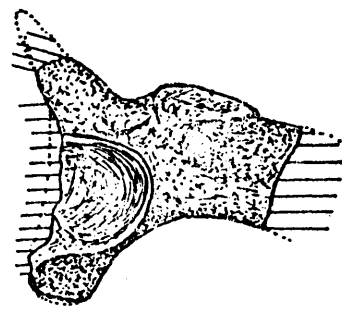
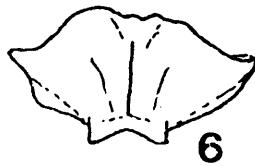
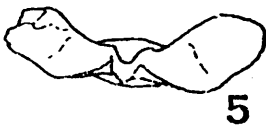
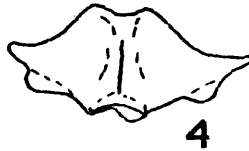
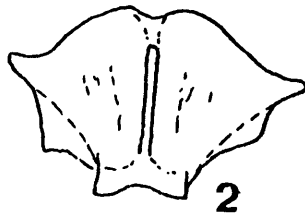
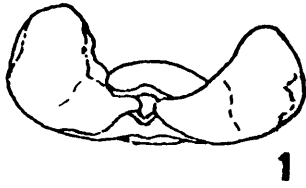
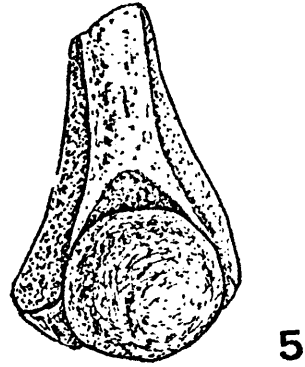
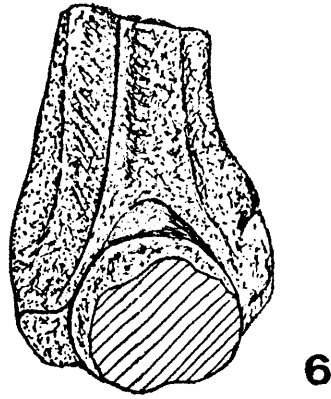
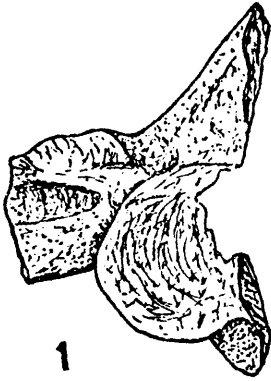


LÁMINA 4.11.-

- Figura 1- Discoglossus aff. sardus. Oschiri
(Cerdeña). Ilion izquierdo. Norma
lateral.
- Figuras 2 y 3- Discoglossus aff. sardus. Oschiri
(Cerdeña). Urostilos. Norma dorsal.
- Figura 4- Discoglossus aff. sardus. Oschiri
(Cerdeña). Escápula izquierda. Norma
externa.
- Figuras 5 y 6- Discoglossus aff. sardus. Oschiri
(Cerdeña). Húmeros izquierdos. Norma
ventral.

LAMINA 4.11



4.3- Conclusiones.

1- El yacimiento del Mioceno basal de Oschiri (Cerdeña) ha proporcionado una única especie de anuro. Este animal presenta un conjunto de características típico del género Discoglossus, y que siendo diferenciadoras con respecto a los otros miembros de la familia permiten su atribución de forma clara.

2- La máxima similitud de esta forma recae con la especie viviente D. sardus, del que por los elementos de la muestra se diferencia únicamente en una mayor robustez relativa y en la peculiar relación entre los cotilos del atlas, que en la muestra fósil muestran una continuidad articular mediante unión de ambas facetas por una estrecha banda con forma de V. Este carácter del atlas se considera claramente derivado con respecto al tipo II (LYNCH, 1971) de D. pictus, pero no con respecto a D. sardus (tipo III, sin la marcada inflexión de la banda de unión).

3- Aunque esta forma es posible que pueda mostrarse como específicamente nueva, es conveniente esperar a conocer la variabilidad de las poblaciones de D. sardus al respecto, así como la osteología del recientemente extinto D. nigriventer, antes de proponer una diagnosis formal que necesariamente estaría basada en una extrapolación de la variabilidad de D. pictus.

4- Discoglossus aff. sardus de Oschiri (Cerdeña), en el caso de que se trate de una especie nueva (y obviamente si se prueba su integración en D. sardus), presenta un conjunto de características que indican puede suponersele con confianza como antecesor filético directo del viviente D. sardus, pero no de D. pictus, tanto bajo un prisma sistemático de tipo fénico como cladístico o clásico.

5- El descubrimiento de esta forma fósil de Oschiri en Cerdeña, que en el momento de formación del yacimiento era también una isla, aporta datos de gran peso en favor de la con-

sideración de D. pictus y D. sardus como especies válidas e independientes, y no como meras subespecies. Las implicaciones biogeográficas serán tratadas en la sección 7- de este capítu
lo.

4.4- Neógeno griego.

Como ya hemos mencionado anteriormente, las campañas de prospección y excavación realizadas en Grecia por la Universidad Estatal de Utrecht, y dirigidas por el Dr. H. DE BRUIJN, han resultado en el descubrimiento de una valiosa serie neógena de yacimientos. Esta serie proporciona los primeros datos de que se dispone en lo referente a anfibios fósiles de esta región europea, habiendo aparecido discoglósidos en todos ellos.

.1- LEFHON I.

Edad: Vallesiense superior, probablemente MN 10.

Material: Colección U.U.

Atlas (#1).

Urostilo (#2).

Sacro (#3).

Ilia (# 4 y 5).

Descripción.

Atlas. (Lám. F 15; fig. 18 y 19).

Pieza incompleta, a falta del arco neural y de parte de la cavidad cotiloide izquierda. Opistocélico; provisto de una cresta media longitudinal en la cara ventral. Cavidades cotiloides con forma pseudoelipsoidal, formando sus ejes mayores un ángulo menor de 180° entre sí. Relación intercotilar del tipo II, con un espacio de separación muy pequeño.

Anchura cotilo (b): 3.41 (185.33)*

Altura cotilo (b): 1.41 (179.43)*

* Con relación a la media, considerada 100, de la población de Discoglossus pictus de Montefaro I.

Urostilo.

Muy deteriorado, con falta del arco neural y cresta dorsal. Dos cavidades cotiloides tangentes. Se aprecia la presencia de una cresta lateral longitudinal.

Sacro. (Lám. F 15; fig. 16).

Sólo se conserva el centrum, cuya forma triangular con cóndilo anterior de tamaño comparable a cada uno de los posteriores permite atribuirlo a esta forma.

Ilia. (Lám. F 15; fig. 30 y 31).

Se conservan en la muestra dos fragmentos proximales derechos de talla muy desigual, pero perfectamente compatibles morfológicamente.

Tuber superius poco globoso y continuado por cresta dorsal. Foseta supracetabular rudimentaria pero bien delimitada. Cara proximal interna con profundo valle, lo que sugiere la presencia de un tuber interilíaco desarrollado, aunque esta zona sinfisaria no se ha conservado.

Discusión.

La morfología de todas estas piezas indica que se trata de un conjunto homogéneo (sólo una especie presente), y que ésta debe pertenecer claramente a la tribu Discoglossinii.

El ilion presenta los caracteres típicos del género Latonia en morfología del tuber superius. Dentro de este género, los restos son demasiado escasos para intentar una mayor precisión, pero la relación intercotilar tipo II (LYNCH, 1971) del atlas la separa de la forma de Laugnac. Este material es por otra parte perfectamente compatible con el aparecido en yacimientos más modernos de esta misma serie, pudiendo pertenecer a la misma especie. Es preferible sin embargo, en tanto no aparezcan más restos, considerarlo como de una especie indeterminada del género Latonia.

.2- ANO METOCHI 3.

Edad: Turolense tardío, MN 12 o 13.

Material: Colección U.U.

Frontoparietal (# 13).

Maxilar (# 14).

Mandíbula (# 15 y 16).

Atlas (# 12).

Fragmento vértebra (# 17).

Costilla (# 18).

Urostilos (# 19, 20 y 21).

Descripción.

Frontoparietal*. (Lám. F 15; fig. 10 y 11).

Falta el sector anterior y parte del borde derecho. Dorsalmente presenta ornamentación densa por tubérculos de tamaño moderado, que en ocasiones pueden unirse formando crestas cortas. Numerosos forámenes entre los tubérculos. Ambas mitades están sólidamente fusionadas, formando una estructura única.

Por el borde izquierdo de este hueso, que se conserva completo posteriormente, se aprecia con claridad que esta pieza era muy estrecha. A juzgar por lo que falta de su región anterior, inferido de que sólo se conserva la porción basal de la figura interna rostral, este elemento debió ser también bastante alargado.

En su cara interna presenta el "patrón endocraneal" dividido, del tipo Discoglossus, Alytes y Latonia (ver discusión en ŠPINAR, 1976a, y en otras secciones de este trabajo), con una figura redondeada algo poligonal en el sector posterior

* Terminología sigue a ŠPINAR (1976a).

(cubriendo la región mesencefálica del encéfalo), y el sector basal de la figura interna anterior (rostral), con forma ovoide y que cubre la región telencefálica y lóbulos olfativos. La región de separación entre ambas figuras internas corresponde, según ŠPINAR (1976a), a los sacos endolinfáticos que recubren el diencefalo.

Maxilar. (Lám. F 15; fig. 13).

Extremo posterior de un maxilar izquierdo. Presenta en su cara externa un canal muy pronunciado de forma sigmoide. En la región posterior, detrás del canal, presenta un comienzo de ornamentación, compuesta de rugosidades tuberculares y pequeñas crestas. La región final del hueso no se ha preservado. Este elemento presenta una dentición muy densa.

Se conservan asimismo 11 pequeños fragmentos de maxilares dentados, todos correspondientes a las regiones anterior y media y lisos, pero cuya asimilación a discoglósidos o ránidos (también presentes en el yacimiento) no puede realizarse.

Mandíbula.

Se conservan un fragmento de cada lado. Uno de ellos presenta un proceso paracoronoide bien desarrollado, aunque roto en su sector distal. En el otro sólo se aprecia su comienzo.

Atlas. (Lám. F 15; fig. 6 y 9).

Falta el arco neural. Cótilos alargados, de forma tendente a la de gaita, y angulación entre sus ejes mayores menor de 180° . Los cótilos se presentan incurvados tanto lateral como medialmente. Relación intercotilar del tipo II, con espacio de separación muy pequeño.

Ventralmente presenta una cresta media longitudinal, así como una muesca de separación intercotilar indivisa.

Anchura cotilo (b):	2.96	(160.87)*
Altura cotilo (b):	1.93	(136.88)*
Anchura espacio intercotilar (b):	0.37	(----**)
Anchura máx. centrum	6.11	(143.09)*
Longitud máx. centrum	3.78	(160.85)*
	\bar{x}	150.42
	S	12.316
	V	8.19

Urostilos. (Lám. F 15; fig. 1, 2 y 3).

Se conservan tres piezas con articulación doble al sacro, procesos transversos y cresta dorsal. Tamaño relativamente pequeño, pero debido a una ligera erosión no son medibles.

La relación entre los cotilos es de tangencia. En dos de ellos en que se ha conservado ese área, se presentan láminas en el sector $V_s 2$. En todos aparecen láminas laterales longitudinales.

Varios. (Lám. F 15; fig. 21).

Se han conservado además un proceso transverso con superficie articular para la costilla (rango V_{2-4}), y una costilla de rango V_3 con ligero aplanamiento distal y apófisis tubercular de forma ganchuda.

Discusión.

En la sección 3- de este capítulo se resumen las pruebas que permiten considerar a "Miopelobates" como un sinónimo de Latonia. El yacimiento de Ano Metochi 3, al carecer de piezas postcraneales de pelobátidos, es un soporte más a esta interpretación que asocia los restos craneales de "Miopelobates"

** Debido a la gran variabilidad de esta medida (ver sección 2-), no puede ser utilizada para comparación de tamaños.

* Relativas a las medias, consideradas 100, de la población de Discoglossus pictus de Montefaro I.

con postcraneales y mandíbula de Latonia.

La aparición de un frontoparietal en esta asociación nos permite realizar una comparación con las especies descritas bajo "Miopelobates", así como con otros restos aún inéditos. Frontoparietales tan estrechos y alargados como el presente en este yacimiento son fácilmente diferenciables de los de "Miopelobates zapfei" de Neudorf (WETTSTEIN-WESTERSHEIMB, 1955) y "Miopelobates" fejafari de Frantiskovy Lazné (ŠPINAR, 1975a), quienes por otra parte ya hemos comentado que se diferencian entre sí por caracteres mínimos y probablemente correspondan a una misma especie. Del mismo grupo, que quizás cabría llamar Latonia seyfriedi, están los aparecidos en La Grive (obs. personal).

La especie de Ano Metochi 3 se diferencia igualmente por este elemento de la forma, aún inédita, de Vieux-Collonges. De la forma de Laugnac, también inédita, se diferencia en estructura del atlas al menos**.

La única forma que resta por comparar, muy recientemente descrita por ŠPINAR (1976a), concuerda con nuestra especie macedónica en frontoparietales alargados y estrechos. Esta especie, Latonia kolebabi Špinar, 1976, se conoce únicamente por su frontoparietal, no habiendo sido descrita ninguna otra pieza***. Por ello, no resultaría justificado de momento el atribuir inequívocamente nuestra forma a esta especie, aunque de momento es la única comparable.

Los elementos postcraneales y el angular muestran claramente los caracteres diagnósticos de Latonia: proceso paracornoide en el angular; ornamentación en el sector posterior del maxilar pero no en el resto. Otros caracteres indican asi-

*** Esta especie es descrita sólo en un pie de página en ŠPINAR (1976a), presentándose un dibujo esquemático de la cara ventral del frontoparietal, no quedando muy claro en el texto si seguirá una descripción más detallada posteriormente.

** En Laugnac no han aparecido frontoparietales en las muestras examinadas.

mismo su compatibilidad con Latonia, aunque se presentan también en Discoglossus: cresta ventral en el atlas, láminas laterales longitudinales en el urostilo, costillas libres con procesos tuberculares bien desarrollados.

La especie de Ano Metochi 3 es perfectamente compatible con las que veremos en otros yacimientos del Turoliense y Plioceno de Grecia, que de forma totalmente preliminar podemos clasificar como Latonia cf. kolebabi.

.3- ANO METOCHI 2.

Edad: Turoliense tardío, MN 12 o 13.

Material: Colección U.U.

Mandíbula (# 11).

Centra vertebrales (# 19-22).

Costillas (# 15-18).

Sacros (# 23 y 24).

Coracoides (# 35-37).

Ilia (# 42-45).

Húmeros (# 38-41).

Radio-ulnas (# 25-30).

Fémur (# 12 y 13).

Tibiofibula (# 14).

Fibulares (# 31-34).

Descripción.

Mandíbula. (Lám. F 14; fig. 8).

Fragmento de angular izquierdo de tamaño muy grande. Presenta procesos coronoide y paracoronoide, este último partido en su mitad distal. Crestas de inserción muscular bien marcadas. Depresión en el lado externo al nivel del proceso paracoronoide.

Centra vertebrales.

Cuatro centra vertebrales, de tipo cilíndrico prominente, concuerdan con los propios de los discoglósidos y son diferenciables de los de Rana e Hyla presentes en el mismo yacimiento.

Costillas.

En la muestra se han conservado 4 costillas, dos de ellas completas y con procesos tuberculares.

Sacros. (Lám. F 14; fig. 15 y 16).

Dos centra sacrales, con cóndilo anterior de tamaño similar a cada uno de los posteriores, pueden ser atribuidos a esta forma, siendo bien diferentes de los propios de Rana e Hyla.

Coracoides. (Lám. F 14; fig. 3)

Dos coracoides derechos y uno izquierdo, a falta de su extremo medial (distal), concuerdan perfectamente con los de Discoglossus y Latonia.

Ilia. (Lám. F 14; fig. 4).

Se conservan tres ilia derecha y uno izquierdo, que aunque de tamaños muy desiguales, concuerdan morfológicamente.

Pars ascendens muy grande, de forma cóncava en norma lateral, y punta isquiática bien desarrollada. Foseta supracetabular muy poco profunda pero muy extensa. Tuber superius del tipo Latonia, poco globoso, aunque no tanto como otras formas del género, y continuado en una cresta dorsal. En norma interna presenta un valle proximal asociado al tuber interilíaco.

Húmeros y Radio-ulnas.

Se conservan 2 fragmentos de húmero derecho y 2 izquierdos, uno de ellos proximal. Sus caracteres en desarrollo de fossa cubitus ventralis, epicóndilos y presencia de una cres-

ta paraventral bien desarrollada, permiten realizar su atribución a los Discoglossini con confianza. Dentro de esta tribu este elemento es poco diagnóstico.

Se conservan asimismo dos fragmentos proximales y uno distal de radio-ulnas derechas y la misma cantidad de izquierdas. Su asignación a esta forma se basa en las proporciones y tamaño grande, siendo asimismo diferenciables de las de Rana e Hyla.

Varios.

La muestra comprende asimismo dos fragmentos de fémur, uno de tibiofíbula y cuatro de fibulares. De estos últimos, 3 fragmentos proximales presentan una cresta lateralizada bien desarrollada, del mismo estilo que la de Discoglossus o Latonia, pero de la que carecen otros discoglósidos. El tamaño de estos restos es compatible con el de los elementos más diagnósticos.

Se conservan asimismo 10 fragmentos de maxilar sin ornamentación, aunque ninguno del sector posterior donde se presenta esta estructura en Latonia. Algunos de ellos, de gran tamaño y con dentición muy densa, bien pudieran corresponder a esta forma, aunque una atribución a Rana es también posible.

Discusión.

El proceso paracoronioide del angular y el tipo de ilium indican la pertenencia de esta forma al género Latonia. El tipo de foseta supracetabular ilíaca es bastante peculiar, aunque esta zona es excesivamente variable en Discoglossus y otros Latonia, por lo que de momento no parece conveniente el atribuirle una especial significación. Señalemos sólo que el mismo tipo aparece en los otros yacimientos turolenses y pliocénico de Grecia donde se ha preservado este elemento.

Este material no muestra diferencias con el aparecido en Ano Metochi 3, tratándose probablemente de la misma especie.

.4- PIKERMI 4.

Edad: MN 12.

Material: Colección U.U.

Vértebras presacras (# 20-22).

Sacro (# 8-10).

Urostilo (# 5-7).

Ilion (# 1-4).

Húmeros (# 18 y 19).

Radio-ulnas (7, sin numeración).

Fémur (1).

Tibiofíbula (3).

Descripción.

Vértebras presacras.

La muestra contiene únicamente una vértebra de rango V_{3-4} y dos centra de rango indeterminado. V_{3-4} posee un proceso transverso corto y fuerte, con articulación para una costilla libre. Es una pieza muy robusta, presentando un entrante dorsal en el cóndilo, en correspondencia con una muesca en el cótilo. Este último carácter se presenta de forma rudimentaria en Discoglossus pictus y en los miembros del género Latonia (con desarrollo muy variable).

Sacro.

Se conservan 3 centra sacrales con la típica morfología triangular del grupo Discoglossus-Latonia.

Urostilo.

Se conservan 3 fragmentos proximales muy deteriorados. Crista dorsalis bien desarrollada. Articulación bicotilar al sacro, produciéndose unión parcial entre ambos cótilos en 2 casos, e incipiente en el tercero. Esta última condición es variable en Discoglossus pictus, donde aparece en el 30 % de

los casos (ver sección 2.4).

Ilion.

Se conserva un total de 4 ilia (3 izquierdos y 1 derecho), pero por desgracia ninguno completo. Presencia de tuber superior desarrollado, provisto de un surco longitudinal poco marcado que termina en una muesca algo más profunda de separación con respecto a la cresta dorsal. No es tan globoso como en Discoglossus, pero si algo más que lo normal en otras formas de Latonia. Foseta supracetabular poco profunda y difusa en extensión. Comienzo de la pars cylindriformis muy robusta. Tuber interiliaco bien desarrollado. Morfología de la pars descendens y su angulación con respecto a la pars cylindriformis no determinable en el material.

Húmeros.

Dos fragmentos distales de húmero, que concuerdan el lo observable con el patrón típico del grupo. Fossa cubitus ventralis presente, poco marcada. Uno de ellos presenta crestas poco desarrolladas, en especial la crista lateralis, el otro en cambio las presenta bien marcadas, debiendo interpretarse estas diferencias como debidas a un dimorfismo sexual común en estos anfibios.

Varios.

En adición a lo expuesto, se conservan 6 fragmentos proximales (2 derechos, 4 izquierdos) y uno distal de radio-ulna (izquierdo), así como 2 fragmentos proximales y uno distal (todos izquierdos) de tibiofíbula y un fémur incompleto. Concuerdan con la morfología propia del grupo, así como en tamaño y proporciones, y son de utilidad para la comparación de tallas con otras formas.

Discusión.

Estos elementos, claramente encuadrables dentro de la mor

fología de los Discoglossinii, presentan los caracteres de La-tonia (especialmente en el ilion), siendo compatibles con los descritos para los yacimientos también turolenses de Macedonia.

Tamaño.

En la determinación del tamaño de este animal, a fin de realizar una comparación global entre todas las formas del grupo, se han utilizado las medidas siguientes:

Medidas	'Absolutas'	Relativas**
<u>Urostilo.</u>		
Anchura cotilo	2.76	132.69
Altura cotilo	1.30	152.94
<u>Sacro.</u>		
Anchura máxima centrum	3.14	150.24
Longitud máxima centrum	3.15	156.72
<u>Radio-ulna.</u>		
Anchura mínima de separación radio-ulnar	1.61	112.59
<u>Tibiofíbula.</u>		
Anchura máxima distal	4.30	144.78
	\bar{x}	141.66
	V	11.65

** Relativas a las medias, consideradas 100, de la población de Discoglossus pictus de Montefaro I.

.5- SPILIA 3.

Edad: Rusciniense medio; MN 14 o 15.

Material: Colección U.U.

Frontoparietal (# 9).

Maxilar (# 18).

Mandíbulas (# 19-21).

Vértebras presacras (# 17).

Sacros (# 16).

Urostilos (# 8).

Ilia (# 1-7).

Húmeros (# 10-14).

Radio-ulnas (# 15).

Descripción.

Frontoparietal.

Desgraciadamente sólo se conserva un pequeño fragmento del sector anterior izquierdo, sin que puedan observarse las figuras del patrón endocraneano. En esta zona terminal del hueso, como en todos los Latonia que hemos observado en que se conserva este sector, la ornamentación preponderante en toda la superficie dorsal (basada en tubérculos), pasa a alinear se en crestas aproximadamente paralelas.

En este yacimiento existen pelobátidos, y se han conservado sus frontoparietales, nétamente distintos de los de Latonia.

Maxilar.

Se conserva un fragmento de maxilar derecho (sólo sector anterior) dentado. Se atribuye a esta forma fundamentalmente por su gran tamaño. No está ornamentado, y presenta una ligera estriación en su cara externa.

Mandíbulas. (Lám. F 14; fig. 25)

Fragmentos de dos angulares derechos y uno izquierdo, donde se aprecia la existencia de un proceso paracoronoide bien desarrollado.

Vértebras.

Se conserva un centrum correspondiente a una vértebra pre sacra (muy cilíndrico y prominente ventralmente), y un centrum sacral de contorno triangular, típico del grupo.

Urostilo.

Fragmento central, se aprecia la presencia de una cresta dorsal desarrollada, así como la existencia de láminas laterales longitudinales.

Húmeros y Radio-ulnas.

De los húmeros sólo se conservan sus extremos distales (2 derechos y 3 izquierdos). La atribución de uno de ellos, de gran tamaño, puede realizarse con relativa confianza al presentar un desarrollo de epicóndilos y crestas, asociado a incurvamiento diafisario, muy típico de estos discoglósidos. El mal estado de los otros fragmentos de húmero no proporciona la misma seguridad en la asignación.

Correspondiente muy probablemente a esta forma se conserva asimismo un fragmento proximal de radio-ulna de gran talla, carente de fossa radii marcada.

Ilia. (Lám. F 14; fig. 23, 24).

Esta muestra ha proporcionado 3 fragmentos proximales de ilia derechos y 4 izquierdos. El tamaño de estos elementos es muy variable, pero al ser morfológicamente indistinguibles para los sectores comparables, la diferencia de talla debe atribuirse únicamente al crecimiento.

El tuber superius es muy poco globoso lateralmente, y se

continúa en una cresta dorsal bien desarrollada. Foseta supra cetabular muy poco profunda y difusa. Punta isquiática muy larga.

Discusión.

El tipo de ornamentación del frontoparietal, la presencia de una cresta paracoronóide en el angular y el aplanamiento del tuber superius ilíaco, indican la pertenencia de esta forma al género Latonia. Los otros elementos son también compatibles con este género, aunque su morfología concuerda igualmente con algunos Discoglossus.

Por desgracia el único fragmento de frontoparietal aparecido no permite una comparación directa con el de Ano Metochi 3 (Latonia cf. kolebabi), pero existe sin embargo concordancia en todos los elementos comparables, por lo que no es preciso pensar en sustitución alguna.

Esta forma, al igual que las de los otros yacimientos turlienses de Grecia, es de tamaño pequeño para lo normal en las formas centroeuropeas (grupo L. seyfriedi) y pliocenas ("Discoglossus giganteus" de Italia y Polonia, "Diplopelturus rusciniensis"). Es en cambio de talla similar a los Latonia del Vallesiense español. Sin embargo, debido a la pobreza de restos en los yacimientos conocidos de España y Grecia, no es posible probar o descartar su pertenencia a un mismo conjunto específico, pues aunque la única diferencia que se encuentra entre ambos conjuntos reside en una cierta mayor "globosidad" del tuber superius ilíaco en la forma griega**, no existen para comparar las piezas más diagnósticas.

** Diferencia de grado, a la que no cabe asignar especial significación mientras no se conozcan series numerosas.

4.5- Pleistoceno.

En el estudio de yacimientos pleistocénicos no hispanos se ha puesto especial énfasis en aquellos situados en islas mediterráneas, debido a la alta frecuencia teórica de aparición de elementos endémicos en esas condiciones.

Entre todos los yacimientos de este tipo, sólo en dos se han encontrado miembros de la familia Discoglossidae.

SILANUS (CERDEÑA).

Material: UU. Sacro (1).

Edad: Pleistoceno no determinado.

<u>Medidas</u> :	Anch. máx. centrum:	2.16	(103.35)*
	Long. máx. centrum:	1.92	(95.52)

Este hueso ha perdido la mayor parte de las diapófisis, y concuerda perfectamente en todos los caracteres observables con los propios de Discoglossus pictus y D. sardus. En norma ventral es muy triangular, con el cóndilo anterior poco ensanchado, y del mismo tamaño aproximadamente que cada uno de los posteriores, lo que permite diferenciarlo de los de Rana. Los cóndilos posteriores están bien separados, lo que lo acerca más a Discoglossus que a Alytes, y su mera presencia lo separa claramente de Bombina o Barbourula, cuyo sistema de articulación es monocondilar.

La atribución a una especie concreta del género Discoglossus no es posible con sólo esta pieza, pues las dos especies europeas, y presumiblemente D. nigriventer, presentan la misma morfología. No sería extraño que fuera un representante fó

* Relativas a la media, considerada 100, del D. pictus de Montefaro I.

del endemismo tirrénico actual D. sardus.

GHARDALAM (MALTA).

Material: UU vértebras presacras (2); fragmentos de húmero (4).

Edad: Pleistoceno no determinado.

Vértebras.

Se conserva una vértebra, probablemente de rango anterior, bastante deteriorada. El ápice neurapofisario está fracturado, pero por la sección conservada puede suponerse que sobrepasaba el nivel distal de las postzigapófisis. En los caracteres observables concuerda con Discoglossus pictus, al igual que con la mayoría de los miembros de esa tribu. Tamaño muy grande (long. centrum: 2.32 mm).

Otra vértebra, casi completa (falta gran parte de los procesos transversos), corresponde a un rango V_{7-8} a juzgar por la carencia de ápice neurapofisario desarrollado, que no llega a alcanzar el nivel distal de las postzigapófisis, tal y como sucede en D. pictus en las dos últimas presacras. Sin embargo, la sección basal conservada de los procesos transversos parece indicar una orientación de éstos aproximadamente perpendicular al eje de la columna, estando más cerca en este caso de V_7 que de V_8 , aunque en esta primera en D. pictus también los procesos transversos se dirigen algo hacia delante (menos que V_8).

Estas vértebras se diferencian de los D. pictus típicos en la estructura del área posterior del arco neural, provisto de un margen muy abrupto cuyo borde se extiende por encima de parte de las postzigapófisis. Estas últimas son más "salientes", y el contorno general de la vértebra es más cuadrado y menos ensanchado que en el típico D. pictus.

Medidas: Long. centrum: 2.50. Anchura máxima entre postzigapófisis: 3.46; Long. máxima entre zigapófisis: 2.87.

Húmeros: Los 4 fragmentos conservados son distales (3 de rechos y 1 izquierdo). Morfológicamente similares a D. pictus, son sin embargo de tamaño muy grande para las poblaciones estudiadas de esta especie. En un caso se presenta un surco de separación entre la eminentia capitata y el epicondylus radialis-crista lateralis, condición que aparece esporádicamente en D. pictus.

Las medidas absolutas y relativas de estos elementos son:

Medidas	1	2	3	4
Anch. máx. crestas distales.	5.06 (159.12)	5.82 (183.02)	3.00 (94.34)	3.91 (122.96)
Diámetro antero-posterior de la eminentia capitata.	3.22 (154.81)	4.12 (198.08)	2.04 (98.08)	2.61 (125.48)

Discoglossus pictus está presente actualmente en la isla (MERTENS y WERMUTH, 1960), pero aunque el material fósil es muy poco abundante, y compuesto además de piezas relativamente de poca utilidad taxonómica, salta inmediatamente a la vista la diferencia de talla. Los pequeños rasgos cualitativos diferenciadores se explican igualmente por asociación al tamaño. Estas diferencias de talla exceden muy claramente incluso a los individuos teóricos máximos de las poblaciones cantábricas (ver sección 7-).

Mientras no se disponga de una muestra fósil más abundante, así como de material osteológico de comparación de la forma viviente de esta isla, sería prematuro establecer conclusiones taxonómicas. Quede así este material como Discoglossus aff. pictus en espera de que futuros estudios permitan clarificar su status.

5- DISCOGLÓSIDOS DEL NEÓGENO ESPAÑOL.

5.1- Navarrete del Rio (Teruel).

Edad: MN 2 b ó 3 a (MEIN, 1975).

Material: Colección R. ADROVER.

Atlas: (1).

Húmero: (1).

Radio-ulnas: Der.(1); Izq. (1).

Tibiofíbula: (1).

Descripción.

Atlas. (Lámina F 8; fig. 12).

Se conserva un único centrum de "atlas", con parte del lado derecho incompleto. Los cotilos son alargados, de forma ovoide tendiendo a rectangular. Sus superficies articulares no se fusionan entre sí, presentando en cambio un espacio intercotilar estrecho pero neto, tanto en norma ventral como anterior. Se trata pues de un típico tipo II de LYNCH (1971). Los ejes mayores de los cotilos forman entre sí un ángulo menor de 180° . En norma ventral presenta un valle central, del que arranca una cresta media longitudinal, más desarrollada en el sector posterior.

Húmero. (Lámina F 8; fig. 15).

Solo se ha preservado un fragmento distal de húmero derecho, que presenta las características generales del grupo Discoglossus s.l. La eminentia capitata es bien esférica y de gran tamaño, ubicada algo exteriormente con respecto al eje mayor diafisario. Fossa cubitus ventralis muy rudimentaria. Impresión olecraneana alargada.

Aunque carente de una pequeña fracción por rotura, el epi

condylus radialis debió ser pequeño, a juzgar por la parte conservada. Epicondylus ulnaris grande, aunque sin alcanzar el nivel distal de la eminentia capitata. Crista medialis bien marcada, con tuberosidades en su borde. El gran desarrollo de ambas crestas distales, por analogía con Discoglossus pictus, parece indicar que se trata de un macho.

Radio-ulnas.

La muestra comprende dos radio-ulnas: un fragmento proximal de una izquierda, y una derecha casi completa. Ambas presentan una reducida fossa radii poco lateralizada, concordando con el patrón típico de los discoglósidos de esta tribu Discoglossini en curvatura y ensanchamiento distal. Concuerdan igualmente en talla con el húmero descrito.

Tibiofíbula.

Se conserva un fragmento distal muy deteriorado de tibia fíbula, cuya atribución a esta forma es dudosa, basándose solo en la gran talla.

Medidas.

Medidas.	Absolutas	Relativas*
<u>Húmero.</u>		
Anch. máxima crestas distales	8.09	254.40
Diámetro antero-posterior de la eminentia capitata.	5.21	250.48
<u>Radio-ulna.</u>		
Anchura distal máxima	6.70	227.12
Anchura separación radio-ulnar	2.95	206.29
<u>Atlas.</u>		
Anchura cotilo	2.79	151.63
Altura cotilo	2.14	151.77

* A las medias correspondientes, tomadas como 100, de la población de D. pictus de Montefaro I.

Discusión.

Aunque el material es muy escaso, por los caracteres que se observan en atlas y número la inclusión de esta forma en el grupo de Discoglossus s.l. parece clara.

Dentro de este grupo, la presencia de una cresta ventral en el atlas separa esta forma de Eodiscoglossus (ver VERGNAUD-GRAZZINI y WENZ, 1975). De las especies vivientes del género Discoglossus, así como del D. aff. sardus de Oschiri y de D. troschelii, se diferencia nétamente en tamaño. De D. vertaizoni, si nuestra atribución del material de Quercy es correcta (ver sección 4.1), que es el miembro de mayor talla del género, se separa por la relación intercotilar, que en la forma oligocénica es del tipo III.

Concuerda en cambio este material con la morfología y tamaño de Latonia, género al que adscribimos el discoglósido de Navarrete del Río. Dentro de este género la relación intercotilar es también variable, pues aparecen formas con los tipos II y III de LYNCH (1971). Al respecto es de resaltar que esta forma de Teruel se separa de Latonia sp. de Laugnac, yacimiento sincrónico en términos geológicos, por ese carácter.

No estaría justificado con el material que se posee intentar una determinación a nivel específico, pero debemos hacer notar que estas piezas no se diferencian de las de la forma de Masía del Barbo II que se describirán más adelante.

Conclusiones.

1- El yacimiento de Navarrete del Río (Teruel) ha proporcionado restos de Latonia, lo que indica que este discoglósido de gran talla está presente en España al menos desde la misma base del Neógeno, ampliándose así su distribución geográfica y estratigráfica conocida.

2- Los restos son demasiado escasos como para intentar la

determinación específica de esta forma. Se hace notar sin embargo, sin que pretendan extraerse conclusiones taxonómicas, que por los elementos presentes se separa de la especie de Laugnac, yacimiento francés con idéntica edad geológica, y se muestra en cambio idéntica a la forma de Masía del Barbo II.

5.2- Can Llobateres (Barcelona).

Can Llobateres II (Barcelona).

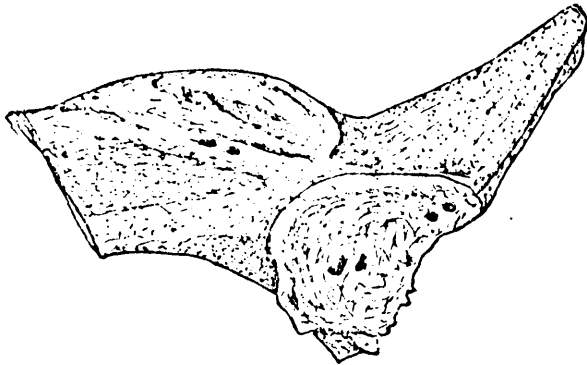
Edad: MN 9 (MEIN, 1975).

Material: Col. Utrecht CLL2 Anf 1: Ilion izquierdo.

Descripción.

Unicamente se conserva un fragmento proximal casi completo de ilion izquierdo, con una pequeña parte del borde acetabular rota (lámina F 8; fig. 13)

La pars ascendens está bien desarrollada, acabada en una punta isquiática larga. Foseta supracetabular muy rudimentaria,



casi inexistente. Tuber superius prominente en altura, crestiforme y poco globoso lateralmente; situado por delante del acetábulo, con estriación longitudinal marcada aunque discontinua. Está continuado por una cresta dorsal bien marcada, y tiene dos forámenes basales. La depresión o concavi-

dad que separa el tuber superius de la pars cylindriformis es poco marcada.

Pars descendens muy poco ensanchada, y aunque falta la parte más ventral, su angulación con respecto a la pars cylindriformis era ciertamente mucho mayor de 90° . Tuber interiliaco presente y de desarrollo moderado a juzgar por la sección conservada.

El borde acetabular interno está bien desarrollado en su sector anterior y ventral, pero en el dorsal se encuentra muy rebajado. Angulación del tuber con la pars ascendens mayor de 90° .

Discusión.

Por los caracteres descritos parece claro que esta forma debe incluirse en el género Latonia y no en Discoglossus, pues presenta en morfología del tuber superius (crestiforme y no globoso) y en angulaciones (superior e inferior nétamente mayores de 90°) los caracteres diferenciadores para este elemento entre ambas formas.

Una única pieza, aunque se trate de un ilion, es demasiado poco como para intentar una determinación específica en este género. Hagamos notar sin embargo que esta pieza, de tamaño pequeño para las normales del género, es idéntica a las aparecidas en el yacimiento también Vallesiente de Masía del Barbo II, y muy probablemente se trata de la misma especie.

Otra pieza que muestra una marcadísima similitud con la de Can Llobateres II es el único ilion aparecido en el yacimiento de Beni-Mellal en Marruecos (VERGNAUD-GRAZZINI, 1966). Este discoglósido africano, única cita para el Neógeno en el área, fué clasificado como Discoglossus cf. pictus (VERGNAUD-GRAZZINI, op. cit.), pero como ya hemos discutido (ver sección 3-) ciertamente no se trata de esa especie. Al observarse en la fotografía de la pieza los caracteres de tuber superius y angulación antes comentados, podemos ir algo más lejos y dudar de la atribución genérica, máxime cuando los otros elementos conservados en Beni-Mellal carecen de significación taxonómica, el urostilo por ser patológico y el húmero debido a su gran constancia dentro de la tribu.

Can Llobateres (1973).

Can Llobateres II y (1973) son únicamente dos catas del yacimiento clásico, separadas meramente por criterios metodológicos de excavación, pero de idéntica edad geológica.

Material: Col. Universidad de Utrecht.

CLL (1973) # 1: Ilion derecho

2: Radio-ulna derecha.

Descripción.

Se conserva un fragmento proximal de ilion derecho muy deteriorado. En lo observable concuerda perfectamente con el anteriormente descrito de Can Llobateres II, especialmente en morfología del tuber, por lo que lo atribuimos sin reservas a esa forma.

En el yacimiento se conserva igualmente un fragmento proximal de radio-ulna derecha, insuficientemente conservada como para permitir una atribución.

Conclusiones.

1- El yacimiento de Can Llobateres ha proporcionado restos del género Latonia, lo que constituye una nueva cita para la ya numerosísima lista faunística de vertebrados de esta clásica localidad.

2- El material es demasiado escaso como para permitir una atribución específica inequívoca. Sin embargo concuerda en todos sus caracteres con la forma de Masía del Barbo II (Teruel), lo que sugiere la presencia de una única especie del género en el Vallesiense español.

3- El discoglósido de Can Llobateres^s idéntico, en los caracteres comparables del ilion, a la forma descrita en el yacimiento africano de Beni-Mellal (VERGNAUD-GRAZZINI, 1966), que al presentar los caracteres diferenciadores entre Discoglossus y Latonia, permiten dudar de su atribución inicial al primer género, y sugieren más bien que se trate de un miembro del género Latonia. Si esto es cierto, no hay ningún miembro del género Discoglossus conocido en Africa con anterioridad al Plioceno superior.

5.3- Masía del Barbo II (Teruel).

Edad: MN 10 (MEIN, 1975).

Material: Colección R. ADROVER.

Maxilar (1).	Escápula IZQ (1).
Mandíbula (1).	Húmeros IZQ (1).
Atlas (2).	Tibiofíbulas (1).
Urostilos (3).	Radio-ulnas DER (1).
Iliá DER (3), IZQ (3).	Tibial-fibular IZQ (1).
Costilla (1)	

Descripción.

Maxilar.

La muestra comprende un fragmento de maxilar izquierdo al go deteriorado. Esta pieza presenta los caracteres típicos de Latonia, esto es, con ornamentación por crestas alargadas y so lo en el sector más posterior.

Esta dualidad de zonas lisas y ornamentadas aparece en to dos los yacimientos con Latonia en los que se ha conservado el área en cuestión, y como hemos visto (sección 3-), es caracte-
rística de "Miopelobates"**.

Mandíbula. (Lámina F 8; fig. 14).

Se conserva un fragmento izquierdo bastante completo. Sur co de Meckel profundo. Proceso coronoide del angular bien de-
sarrollado, en forma de lámina, y provisto de una fosa dorsal
bien marcada en su extremo anterior.

Cresta paracoronoide presente, perpendicular a la coro-
noide; tiene forma crestiforme, no tubercular, y está provis-
ta de una depresión en su lado interno, inmediatamente ante-
rior a la foseta proximal del proceso coronoide. Estas dos fo

** y de Pelobates robustus Bolkay, ver capítulo VI.

setas aparecen en la región de solape entre ambas crestas.

La presencia de una cresta paracoronoiide en discoglósidos es típica de Latonia, aunque ya hemos visto (sección 2.4) que aparece con desarrollo muy rudimentario, y como anomalía infrecuente en Discoglossus pictus.

La mandíbula de Masía del Barbo II se diferencia de la asociada a "Diplopelturus ruscinensis", así como de las de la serie de Macedonia (ver sección 4.4), por la morfología de la cresta paracoronoiide, que no es tubercular sino crestiforme, aunque en ausencia de estudios de variabilidad sobre este género extinto es difícil juzgar la constancia del carácter, y por lo tanto su valor taxonómico (si alguno). La presencia de dos fosetas desarrolladas en la zona de cruce entre ambas crestas es un carácter que no hemos observado en ninguna de las muestras examinadas, ni ha sido tampoco explícitamente descrito en la literatura.

La funcionalidad de la cresta paracoronoiide ha sido discutida por RAGE y VERGNAUD-GRAZZINI (1972), y su conclusión nos parece totalmente válida.

Atlas. (lámina F 8; fig. 9 y 10).

El material recolectado en Masía del Barbo II contiene 2 centra correspondientes a V_1 , cuya única diferencia entre sí es la talla.

Las cavidades cotiloides son alargadas, de forma subelíptica, y lateralmente incurvadas hacia delante. La relación intercotilar es del tipo II (LYNCH, 1971), sin continuidad articular y con un espacio intercotilar muy pequeño, resaltado en norma ventral por una muesca simple.

Ventralmente muestran una depresión central, de la que emerge una cresta media longitudinal. Las paredes laterales del cotilo posterior se insertan formando un ángulo muy abier

to con respecto a los bordes del resto del centrum **.

La morfología de estoa atlas concuerda en general con la presente en el material de Navarrete del Rio y Spilia 3.

Medidas.		#2		#3
Anchura cotilo	2.42	131.52*	--	--
Anchura espacio intercotilar	0.47	--	0.89	--
Altura cotilo	1.82	129.08	--	--
Anchura centrum	5.37	125.76	--	--
Longitud centrum	3.40	144.68	5.00	212.77

Costilla.

Se trata del extremo distal de un proceso transversal con una costilla fusionada casi completa. Esta es aplanada y algo ensanchada distalmente, estando provista de un proceso tubercular*** bien patente. En la base de este proceso, tanto en las caras ventral como dorsal, presenta hendiduras transversas profundas.

El ensanchamiento distal y el proceso tubercular desarrollado parecen indicar, por similitud con D. pictus, un rango V₃. Respecto a las hendiduras, que no parecen debidas a procesos postmortem, aparecen casos similares en la población de Laugnac, aunque no tan desarrolladas y solo dorsales. La variabilidad de este carácter es desconocida, por lo que las diferencias no pueden ser evaluadas.

Urostilos. (Lámina F 8; fig 7 y 8).

Se conservan tres fragmentos proximales. Estas piezas pre

*** del homónimo aplicado por HERRE (1935 y sig) a urodelos.

* Relativas a la población de D. pictus de Montefaro I (\bar{x} :100).

** Otro tipo de inserción, presente por ejemplo en Bombina, presenta un cotilo cuyo cilindro se inserta abruptamente con respecto al resto del centrum.

sentan dos cavidades cotiloides tangentes entre sí. Canal neural relativamente pequeño y aproximadamente circular. Crista dorsalis bien desarrollada y abierta. Procesos transversos de V_{10} presentes. En un caso (# 5) se presentan crestas laterales longitudinales rudimentarias, mientras que en otro (# 4) no existen, y el área en cuestión no se ha conservado en el tercero.

Medidas.	'	#4	'	#5	'	#6	'
	A	R*	A	R	A	R	
Anch. cotilos	---	---	3.06	147.11	3.14	150.96	
Alt. cotilos	1.58	185.88	1.17	137.65	1.14	134.12	

Ilion. (Lámina F 8 ; fig. 1 y 2).

Se conservan 6 fragmentos proximales, tres de cada lado. El tuber superius está situado delante del acetábulo, es muy poco globoso lateralmente, casi del mismo grosor que la cresta dorsal con la que se continúa. Presenta estriación longitudinal rudimentaria en su superficie latero-externa, y prácticamente no existe depresión cóncavalateral entre él y la pars cylindriformis. Foseta supracetabular poco profunda y difusa. La pars ascendens y la pars descendens no se han conservado enteras en ningún elemento de la muestra, aunque por los sectores dorsales conservados de la última no parece que debió estar muy desarrollada.

Al igual que los otros elementos aquí descritos, el ilion concuerda perfectamente con los propios del género Latonia, pero no con Discoglossus, según se aprecia por ejemplo en la morfología del tuber superius. En todo lo observable coincide con la forma presente en Can Llobateres, con lo que los comentarios allí expresados son igualmente válidos aquí.

* Relativas a las \bar{x} , consideradas 100, de la población de D. pictus de Montefaro I.

Húmero. (Lámina F 8; fig. 11).

Fragmento distal completo de húmero izquierdo. Eminentia capitata grande y esférica. Fossa cubitus ventralis presente y poco marcada.

Epicondylus radialis y crista lateralis pequeños. Epicondylus ulnaris de talla moderada, no alcanzando el nivel distal de la eminentia; crista medialis no muy ensanchada. El desarrollo de las crestas distales indica, por analogía con D. pictus, que probablemente se tratara de un individuo hembra.

La fossa cubitus ventralis está algo más marcada que en el material de Navarrete del Rio, aunque como ya hemos visto, este carácter es muy variable. Por otra parte, el húmero acusa muy pocas diferencias taxonómicas dentro de esta tribu.

Medidas: Anchura máxima de las crestas distales: 6.19, relativa: 194.65**.

Diámetro antero-posterior de la eminentia capitata: 4.28, relativa 205.77**.

Escápula y coracoides.

Se conservan un fragmento central de escápula izquierda y dos probables fragmentos de coracoides, que aunque concuerdan con el patrón general de los discoglósidos de esta tribu, están excesivamente deteriorados para permitir su discusión.

Varios.

Se conservan además una mitad proximal de radio-ulna, un fragmento de tibiofíbula y una mitad proximal de tibial-fibular. Tanto la tibiofíbula como el tibial-fibular presentan crestas proximales longitudinales.

** Con relación a la \bar{x} de D. pictus, considerada 100, de Montefaro I.

Todos estos elementos concuerdan en lo observable con la morfología y proporciones de los *Discoglossinii*, y son diferenciables de los propios de los otros anuros del yacimiento. Por ello se atribuyen igualmente al género Latonia, concordando además en tamaño con los otros elementos aquí descritos.

Medidas.

Tibiofíbula: Anchura proximal máxima: 4.00 (153.26)**

Radio-ulna: Anchura mínima de separación radio-ulnar: 3.39 (237.06).

Discusión.

Por los caracteres descritos, y en especial los correspondientes a maxilar, mandíbula e ilion, parece claro que esta forma de Masía del Barbo II debe incluirse en el género Latonia.

Dentro de este género, la forma de este yacimiento español se diferencia bastante acusadamente de la especie inédita de Laugnac, al menos en morfología de atlas, mandíbula e ilion. Del grupo de L. seyfriedi, interpretando como tal las formas de Sansan, Neudorf, La Grive (M y L3) etc (ver anteriormente), la distinción es mucho más difícil. Los tamaños de estas formas europeas son ciertamente mayores, pero cabe la posibilidad de que en la escasa muestra de Masía del Barbo II no se hayan preservado elementos mayores.

Formas también de gran similitud con respecto a las de Masía del Barbo II son las de la serie neógena de Macedonia, anteriormente descritas. De hecho, la única diferenciación que hemos encontrado*entre ambas recae en la peculiar extensión de la foseta supracetabular de la forma griega, y en el ligero mayor desarrollo de la pars descendens. Ambas diferencias son sin embargo solo de grado, y debido a la variabilidad bastante

** Ver nota ** de la página anterior.

* en el ilion.

alta de Discoglossus pictus al respecto, no justifican inequívocamente una separación específica, aunque puedan contribuir a ella en el futuro. Lo mismo cabe decir de la forma (tubercular o crestiforme) del proceso paracoronoide del angular.

SPINAR (1976a) describe una nueva especie de "Miopelobates" (ver sección 3-), pero como solo da a conocer el frontoparietal, no es posible una comparación ni con la forma de Masía del Barbo II ni con muchas otras faunas (ej. "Diplopelturus") donde este elemento no se ha conservado.

Los comentarios anteriores, que serán sistematizados en detalle en la sección 7- de este capítulo al tratar de forma global el problema de Latonia, nos permiten basar nuestra opinión de considerar a esta forma del Vallesense español** como inequívocamente perteneciente al género Latonia, y encuadrada en el grupo de especies de L. seyfriedi. Dentro de este grupo no es posible ni aconsejable de momento el definir las unidades específicas.

Como ya hemos indicado al tratar la forma de Can Llobateres, esta forma presenta acusada similitud con "Discoglossus cf. pictus" de Beni-Mellal (VERGNAUD-GRAZZINI, 1966). Los restos de este yacimiento africano son sin embargo excesivamente escasos como para permitir una comparación más afinada.

El yacimiento de Masía del Barbo II constituye un soporte más a la interpretación de "Miopelobates" como sinónimo de Latonia, pues en este yacimiento no ha aparecido ningún resto atribuible a la familia Pelobatidae, con lo que la atribución del maxilar ornamentado a este discoglósido parece fuera de duda.

** Que quizás esté también presente en Sant Quirze (MN 8), donde VERGNAUD-GRAZZINI que lo tiene en estudio ha citado un discoglósido de gran tamaño (

Conclusiones.

1- El yacimiento de Masía del Barbo II (MN 10) presenta una única especie de discoglósido, que debe atribuirse sin dudas al género Latonia.

2- Dentro de este género, la forma de Masía del Barbo II se diferencia de la especie inédita de Laugnac, y su similitud máxima recae con las formas del grupo III (ver 7.1), especialmente las del neógeno de Macedonia. Dentro de este grupo, dada la falta de descripciones y la homogeneidad interna del género, sería prematuro intentar la delimitación de las diferentes especies.

3- La forma de Masía del Barbo II se considera específicamente idéntica a la de Can Llobateres, mostrando además marcada similitud con el discoglósido de Beni-Mellal (MN 7) (VERGNAUD-GRAZZINI, 1966).

4- El yacimiento, al carecer de pelobátidos en su batracofauna, proporciona un soporte más a la interpretación de "Miopelobates" como sinónimo de Latonia, pues el estudio de su asociación permite atribuir un maxilar con ornamentación parcial a restos postcraneales y mandíbula de Latonia.

5.4- El Arquillo II (Teruel).

Edad: MN 14 o 15 (MEIN, 1975).

Material: Colección R. ADROVER.

Sacro (1).

Costilla (1).

Húmeros (Derechos, 2; Izquierdos (1).

Fibular izquierdo (1).

Colección D.S.T., Universidad de Lyon.

Ilion izquierdo (1).

Urostilo (1).

Radio-ulna (1).

Descripción.

Sacro. (Lámina F 8, fig. 5).

Esta pieza presenta rotas la mayor parte de ambas diapófisis. El centrum es de contorno nétamente triangular, con el cóndilo anterior de tamaño equivalente a cualquiera de los posteriores. Neurapófisis de desarrollo moderado. A juzgar por el comienzo de la diapófisis derecha, éstas debieron estar poco ensanchadas.

Esta pieza es indistinguible de las normales presentes en Discoglossus pictus.

Medidas. Anch. máx. centrum: 1.53 (relativa*: 73.21).

Long. máx. centrum: 1.41 (relativa*: 70.15).

Costilla.

Se conserva una costilla completa. Concuerda morfológicamente con las de rango V₃ de Discoglossus pictus. Es aplanada distalmente, y presenta un proceso tubercular de forma ganchu

* A la media, considerada 100, de la población de Discoglossus pictus de Montefaro I.

da bien desarrollado, con muesca dorsal poco marcada en su base.

Urostilo. (Lámina F 8 ; fig. 3).

Debido a un desgraciado accidente de laboratorio, esta pieza tiene ahora fragmentados ambos cotilos. Presenta una crésta dorsal bien desarrollada, y "abierta" a tramos (ver sección 2.4). Carece de crestas laterales longitudinales. Los procesos transversos son del tipo de D. pictus, y no aparecen procesos transversos posteriores.

Esta pieza está claramente dentro de la variabilidad del D. pictus viviente, del que no se diferencia por este elemento.

Ilion. (Lámina F 8 ; fig. 4).

Se conserva únicamente un fragmento proximal, que carece por rotura de gran parte de la pars ascendens y de toda la pars descendens.

El tuber superius carece de estriación y no está tan abombado como en los D. pictus de tamaño grande, aunque si es similar a los de talla pequeña (ver sección 2.4). Foseta supracetabular rudimentaria.

Aunque el tuber no sea tan globoso como en los típicos D. pictus, y por lo tanto la angulación con respecto a la pars ascendens sea menor y la concavidad de separación con respecto a la pars cylindriformis menos marcada, ya hemos visto que en las series de crecimiento de la forma viviente estos caracteres eran similares, y se iban acentuando con la talla.

Húmeros. (Lámina F 8 ; fig. 6).

Se conservan tres fragmentos distales (dos derechos y uno izquierdo). Eminentia capitata bien esférica y grande; fossa cubitus ventralis presente aunque poco desarrollada. Epicondylus ulnaris de desarrollo moderado, no alcanzando el nivel dis

tal de la eminentia. Tuberosidades en el borde de la cresta medial.

Estos caracteres son los propios de los Discoglossini, y en detalle esta pieza es indistinguible del D. pictus, aunque el elemento es poco informativo taxonómicamente en este grupo.

Medidas:

	'	#3	'	#5	'	\bar{x}	'
Anch. máx. crestas distales.	2.74	(86.16)*	2.36	(74.21)	2.55	(80.19)	
Diámetro antero posterior de la eminentia.	1.98	(95.19)	1.46	(70.19)	1.72	(82.69)	

Varios.

Se conservan además un fragmento de fibular izquierdo y uno de radio-ulna, atribuibles a esta forma, pero cuyo estado de conservación no permite su estudio detallado.

Discusión.

Los elementos conservados de esta forma están en mayor o menor grado dentro de la variabilidad del género viviente Discoglossus, y precisamente de su especie D. pictus.

Con todo, hemos de hacer notar que el material es muy es caso y no permite una asignación inequívoca a la especie vivien te, aunque si probable. Mucho menos probable sería su interpre tación como individuos recién metamorfoseados del género Lato nia.

Este material se diferencia de la única otra atribución

* (): Relativas a las \bar{x} , consideradas 100, de la población de Discoglossus pictus de Montefaro I.

al género en el Neógeno (Discoglossus aff. sardus, ver sección 4.3) en morfología del urostilo.

Ya hemos comentado que los restos atribuidos a D. cf. pictus de Beni-Mellal (Marruecos) no pertenecen ciertamente a esta especie, y probablemente tampoco al género Discoglossus, por lo que el yacimiento de El Arquillo II constituye la más antigua y única cita de esta especie viviente en el Terciario. Las implicaciones biogeográficas se comentarán en la sección 7-.

Conclusiones.

1- El discoglósido de la fauna Rusciniense de El Arquillo II se atribuye al género Discoglossus, y con gran probabilidad (aunque por escasez del material no hay pruebas inequívocas) a la especie viviente D. pictus.

2- De confirmarse la atribución, estos restos constituyen la más antigua y única cita de la especie en el Terciario.

5.5- Varios.

En este apartado incluimos los yacimientos del Neógeno es pañol en los que, aún presentándose claramente restos de disco glósidos, no se ha podido realizar una atribución genérica con la suficiente confianza.

Escobosa de Calatañazor O. (Soria).

Edad: MN 7 u 8.

Material: Colección Inst. "Lucas Mallada".

Vértebra posterior (1).

Descripción.

Se trata de una vértebra opistocélica de pequeño tamaño. Procesos transversos dirigidos muy ligeramente hacia delante. Cresta neurapofisaria reducida. Poco nivel de imbrincación.

Discusión.

Esta vértebra concuerda en todos los caracteres con las de rango V_7 (menos probablemente V_8) de Discoglossus pictus jóvenes, así como con las de rango V_7 - V_8 de Alytes. La distinción entre las V_7 de ambos géneros es sumamente difícil, y por tanto no atribuimos esta pieza (única de la familia en el yacimiento) a ninguno de los dos géneros vivientes.

Salobreña (Granada).

(Lámina F 5 ; fig. 11).

Edad:

Material: Colección Inst. "Lucas Mallada"

Vértebra posterior (1).

Descripción.

Vértebra opistocélica de tamaño muy pequeño (menor que A. obstetricans). Neurapófisis presente pero poco desarrollada. Proceso transverso izquierdo falta; el derecho casi completo, dirigido casi perpendicularmente (muy ligeramente hacia atrás) con respecto al eje de la columna. Su ápice neurapofisario no alcanza, aunque se acerca mucho, el nivel distal de las postzigapófisis.

Discusión.

Esta vértebra se diferencia de las propias de Discoglossus por la combinación de ápice neurapofisario sin sobrepasar el nivel distal de las postzigapófisis y procesos transversos algo hacia atrás, pues en el género viviente el ápice neurapofisario rebasa ese nivel en toda la columna a excepción de V_8 y en ocasiones V_7 , vértebras que presentan en cambio de forma bastante constante los procesos transversos dirigidos hacia delante.

Concuerda en dirección de los procesos transversos con las de rango V_5 de Alytes, así como en desarrollo del ápice neurapofisario, pero no con las de rango V_6 - V_8 , que presentan menor imbrincación.

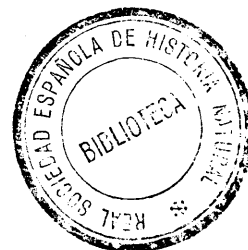
El desarrollo de la neurapófisis es similar al de A. cisternasii, así como el tamaño, pero en el fósil la vértebra es menos ancha posteriormente, y en A. cisternasii el ápice neurapofisario es menos prominente en V_5 - V_8 .

Por todo ello, clasificamos esta pieza de forma provisional como Aff. Alytes, en espera de que pueda obtenerse una más numerosa muestra de este yacimiento.

5330829304

RSENN-2342

N
4564



NUEVOS ANFIBIOS DEL NEOGENO Y CUATERNARIO DE EUROPA.
ORIGEN, DESARROLLO Y RELACIONES DE LA BATRACOFAUNA ESPAÑOLA.

TOMO II. TEXTO.

6- DISCOGLÓSIDOS DEL PLEISTOCENO ESPAÑOL.

6.1- Atapuerca (Burgos).

Edad: Pleistoceno medio. Al estar aún su fauna mastozoológica en periodo de estudio no es posible una mayor precisión.

Material: Colección MNCN (MADRID).

Nivel "superficie": Escápula (1); ilion (1).

Nivel E-3: Radio-ulna (1).

Una escápula derecha casi completa permite determinar la presencia de Alytes obstetricans en el yacimiento. Un ilion derecho muy fragmentario y una radio-ulna igualmente en mal estado de conservación, pueden ser adscritos también a esta especie.

Las escápulas de Alytes obstetricans, con las que concuerda perfectamente la forma fósil, se diferencian de las de la otra única especie del género (A. cisternasii) por la forma de la curvatura del margo posterior y su angulación con respecto al margo suprascapularis, así como por la morfología de la zona anterior de la pars acromialis (ver sección 2.3).

Aceptando, como parece desprenderse del estudio preliminar de los micromamíferos (J.M. REY, com. personal), que este yacimiento sea más antiguo que la Cueva de las Hienas (ver 6.3), esta cita de la especie sería la de mayor antigüedad conocida.

6.2- Arganda (Madrid).

Edad: Pleistoceno medio (Riss indeterminado).

Los discoglósidos son un componente minoritario de esta fauna, habiendo aparecido únicamente dos piezas, que corresponden a dos especies distintas.

Discoglossus pictus. (Lámina F 7 ; fig. 21)

Material: Colección Inst. "Lucas Mallada".
Ilion derecho (1).

Descripción.

Mitad procimal completa, Punta isquiática larga; tuber superior globoso y continuado por una cresta dorsal. Pars descendens pequeña, pero presentando una angulación de 90° con respecto a la pars cilindríformis. Fossa supracetabularis rudimentaria.

Interpretación.

Esta pieza concuerda en la totalidad de sus características con las propias de Discoglossus pictus. Existe igualmente concordancia en tamaño.

Alytes sp.

Material: Colección Inst. "Lucas Mallada".
Urostilo (1)

Descripción.

Tercio proximal completo. Articulación al sacro ancha y baja, aparentemente doble, pero en el sector central aparece un tubérculo óseo que impide apreciar la unión de los cotilos, y por lo tanto la realidad de la condición bicotilar.

Procesos transversos robustos, dirigidos perpendicularmente al eje de la columna en su sector proximal; carece de cresta dorsal y de láminas laterales longitudinales. Canal neural relativamente grande.

La pieza en cuestión es patológica, presentando gran parte de una prezigapófisis izquierda.

Interpretación.

La presencia de un tubérculo en el centro de las cavidades cotiloides impide asegurar su duplicidad, indicada solo por su ensanchamiento muy superior al encontrado en ningún P. cultripes (actual o fósil), que es la especie preponderante en el yacimiento y única allí sin cresta dorsal urostilar. El tubérculo no es sin embargo similar al remanente hipocordal que aparece en individuos jóvenes de Pelobates y Pelodytes. Por otra parte, el desarrollo y forma de los procesos transversos, asociado además a un canal neural relativamente grande, también separan esta pieza de la de los pelobátidos típicos.

Dentro de los discoglósidos, la mayor similitud recae en Alytes, aunque debido a la condición patológica de la pieza no sea posible una atribución específica. El tamaño de este fósil es ligeramente superior al de A. obstetricans, pero su robustez relativa está más acorde con A. cisternasii.

6.3- Cueva de las Hienas (Asturias).

Edad: Pleistoceno superior antiguo (Wurm inicial).

Material: Colección Inst. "Lucas Mallada".

Nivel A sup: Húmero (1); radio-ulna (1).

Nivel B inf: Escápula (1); húmero (1); urostilo (1);
radio-ulna (1); ilion (1).

Nivel B sup: Sacro (1); V₆ (1); húmero (1); escápula (1)

Como ya hemos indicado al referirnos al conjunto de la batracofauna de este yacimiento (capítulo III), los diversos niveles y sectores, establecidos por razones metodológicas de excavación, no muestran ninguna diferencia entre sí, por lo que se describirán los hallazgos en bloque. El único discoglósido presente es Alytes obstetricans.

Descripción.

Ilion. (Lámina 4.12, fig. 10) (Lámina F 5 ; fig 5).

Se conserva un único fragmento de ilion (derecho), con carencia de parte de la zona sinfisaria y del extremo anterior de la pars cylindriformis.

Tuber superius prominente, situado encima del borde anterior del acetábulo y unilobulado. Ausencia de cresta dorsal. Pars ascendens, a juzgar por el sector conservado, bien desarrollada. Pars descendens, también a juzgar por el sector conservado, rudimentaria.

El desarrollo de la pars ascendens y el grado rudimentario y curvado del sector dorsal (que si se ha conservado) de la pars descendens, diferencian este elemento de los propios de Hyla. La misma pars ascendens, así como la posición y alargamiento del tuber superius, lo diferencian de los bufónidos; mientras que la mera existencia de un tuber superius preclude su interpretación como pelobátido, todo ello entre las formas europeas sin cresta dorsal.

Entre los discoglósidos, esta pieza concuerda perfectamente con las típicas de Alytes, diferenciándose de las de Bombina por la existencia y posición del tuber superius, y de Disco-glossus por su carencia de cresta dorsal. La existencia de una pars descendens visible lateralmente lo separa netamente de Barbourula.

Dado el estado de preservación del material, no es posible determinar su status específico.

Húmeros. (Lámina 4,12,fig. 4 y 6) (Lámina F 5 ; fig 2,3).

Las tres piezas (2 derechos, 1 izquierdo) coinciden en todos los caracteres observables. Eminentia capitata muy grande y esférica, en posición asimétrica e incurvada con relación al eje mayor diafisario. Ausencia de fossa cubitus ventralis. Epicondylus radialis muy rudimentario, prácticamente inexistente. Epicondylus ulnaris muy desarrollado y ancho, sin alcanzar el nivel distal de la eminentia.

Dos de estas piezas conservan el fragmento central de la diáfisis, apreciándose la existencia de crestas ventrales y paraventrales desarrolladas.

Húmeros con esta morfología son claramente característicos del género Alytes. Este mismo elemento permite diferenciar entre las dos especies del género. La forma fósil, perfectamente concordante con A. obstetricans, se diferencia de A. cisternasii por tener este último epicóndilos ulnares relativamente mayores, mayor asimetría e incurvación de la eminentia capitata, cresta paraventral más desarrollada y terminada más distalmente, entre los caracteres observables en la muestra fósil.

	<u>DER</u>	<u>IZQ</u>
Anch. máx. crestas distales*	2.72	2.81
Diámetro ant-post. eminentia*	1.75	1.87

* Ver gráfico sección 6.4.

Radio-ulna. (Lámina 4.12, fig. 3) (Lámina F 5 ; fig. 1).

Una radio-ulna derecha casi completa, perfectamente concordante con las de A. obstetricans, permite diferenciar esta forma fósil de A. cisternasii. En esta última especie las radio-ulnas son proporcionalmente más robustas, más cortas y ensanchadas distalmente. En la lámina 6.1 (fig. 1 a 3) se confrontan la forma fósil con las dos especies vivientes del género. Longitud total (s): 7.11 mm.

Escápula. (Lámina 4.12, fig. 8) (Lámina F 5 ; fig. 7 y 10).

Se conservan una escápula derecha bastante deteriorada y una izquierda casi completa. Este elemento es corto y con sinus interglenoidalis presente. Concordante con las propias de Alytes, se diferencia de las de Bombina en el desarrollo anterior de la pars acromialis, que en ese género pasa en gran parte a pertenecer a la clavícula. La falta de una tuberosidad anterior en la pars acromialis, tan marcado en Pelodytes y rudimentario en Discoglossus, permite diferenciarla de este último, aunque las escápulas de estos dos discoglósidos son muy similares.

IZQ

Longitud margo suprascapularis:	2.93
Longitud total:	3.64
Anchura total:	3.69
Anchura pars glenoidalis:	1.95

Urostilo. (Lámina 4.12, fig. 5) (Lámina F 5 ; fig. 4).

Se conserva un urostilo bastante completo que permite reconocer los caracteres de Alytes: Bicotilar; procesos transversos anchos que salen perpendicularmente al eje de la diáfisis, y se incurvan hacia atrás en su sector distal; carencia de cresta dorsal.

La presencia de una doble articulación con respecto al sacro permite diferenciar esta forma de Bombina o Barbourula,

y la carencia de cresta dorsal de Discoglossus o Latonia. Aparte de Alytes, este urostilo es similar a los de Baleaphryne, un discoglósido probablemente endémico de las Islas Baleares (ver sección 6.4).

Sacro. (Lámina 4.12; fig. 7) (Lámina F5 ; fig 6).

Esta pieza, a la que le faltan los extremos de ambas diapófisis, concuerda igualmente con las del género Alytes. El grado de ensanchamiento de las alas, ya indicado por su sector proximal, permite diferenciarlo de Bombina (ensanchamiento mayor) y del bloque Discoglossus, Eodiscoglossus, Latonia, con ensanchamiento menor.

Esta pieza no está lo suficientemente completa como para diferenciar entre A. obstetricans y A. cisternasii.

Anchura máxima centrum: 1.70

Longitud máxima centrum: 1.63

Vértebra rango V₆. (Lámina 4.12, fig. 9) (Lámina F 5 ; fig 8).

Procesos transversos orientados perpendicularmente o muy ligeramente hacia delante; ápice de la neurapófisis casi alcanza el nivel distal de las postzigapófisis, aunque no las sobrepasa. En A. obstetricans los procesos transversos de V₅ parten algo hacia atrás, y los de V₇₋₈ más marcadamente hacia delante, mientras que en V₆ son similares a los del fósil. En A. obstetricans las vértebras de rango V₇₋₈ presentan neurapófisis menos alargadas.

Discusión.

De las descripciones y comparaciones anteriores se deduce con seguridad la pertenencia de estos restos a la especie A. obstetricans.

Como ya hemos discutido (ver sección 3-), no existe nin-

guna especie válida del género a excepción de las dos vivientes, toda vez que Alytes grandis Brunner, 1957, ciertamente no pertenece al género Alytes, y que Alytes troschelii es en realidad un Discoglossus como demostró BOULENGER (1891). En la sección siguiente se discutirá más en detalle el origen de este género.

Cabe resaltar aquí la rareza de esta especie en estado fósil, tanto respecto a yacimientos donde haya aparecido como en abundancia relativa dentro de los mismos. Las citas del yacimiento de Atapuerca y la fauna rissienne de Arganda son las más antiguas que hemos podido comprobar, y no anteceden el Pleistoceno medio. La población más abundante es la de la Cueva de las Hienas, pero respecto al número mínimo de anfibios esta especie no alcanza el 1 %. En la sección 7- discutiremos las explicaciones ecológicas para esta rareza.

LÁMINA 4.12-.Alytes cisternasii.

Figura 2- Actual. Radio-ulna derecha. Norma lateral interna.

Alytes obstetricans.Actual.

Figura 1- Radio-ulna derecha. Norma lateral interna.

Cueva de las Hienas.

Figura 3- B. inf. Radio-ulna derecha. Norma lateral interna.

Figura 4- B. inf. Húmero derecho. Norma ventral.

Figura 5- B. inf. Urostyle. Norma dorsal.

Figura 6- A. sup. Húmero izquierdo. Norma ventral.

Figura 7- B. sup. Sacro. Norma ventral.

Figura 8- B. inf. Escápula izquierda. Norma externa.

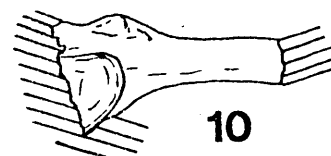
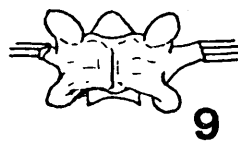
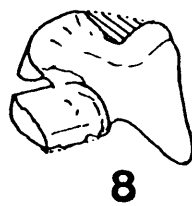
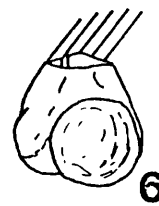
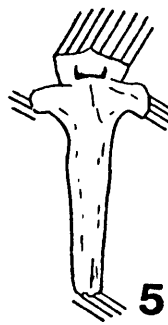
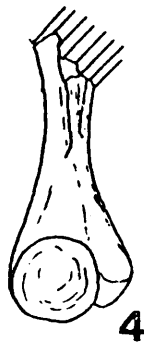
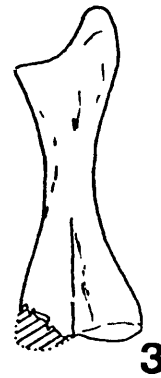
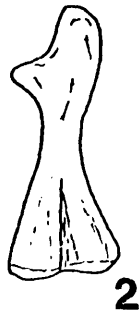
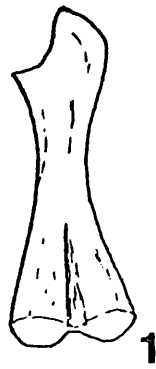
Figura 9- B. sup. Vértebra de rango V₆. Norma dorsal.

Figura 10- B. inf. Ilion derecho. Norma lateral externa.

Todos estos dibujos están realizados a una escala de X 6.25

El rayado indica las zonas incompletas del fósil.

LAMINA 4.12



6.4- Pleistoceno balear.*Familia Discoglossidae.Género BALEAPHRYNE nov.

Este género es hasta el momento monoespecífico. Su diagnosis taxonómica y distribución en el espacio y tiempo coinciden con la de su especie tipo, tal como se describe más abajo.

Derivatio nominis: La raíz "balea" (griego, "lanzar") alude al Archipiélago Balear; "phryne" (griego) significa sapo.

BALEAPHRYNE MULETENSIS nov. gen. nov. sp.

Holotipo: Museo Arqueológico de Deyá (Mallorca) (MAD): Cueva Muleta, sector X, nivel 200-300 cm. Ilion izquierdo.

Paratipos: MAD, mismo yacimiento, sector y nivel: Ilion izquierdo, húmero izquierdo y radio-ulna izquierda.

Instituto Geológico, Universidad Estatal de Utrecht (Holanda), ML 1 : Sacro. Idéntica procedencia que los anteriores.

Localidad: Cueva Muleta, Mallorca, España.

Edad: Pleistoceno terminal. La base del estrato que contiene a la serie tipo ha sido datado mediante C^{14} en 14 385 a.C. (WALDREN, 1972).

Derivatio nominis: Proviene del yacimiento donde han sido hallados parte de los restos.

* Esta sección forma parte de un estudio más amplio que será publicado en colaboración con R. ADROVER.

Distribución geográfica y estratigráfica: Cueva Muleta (Mallorca), varios niveles del Pleistoceno terminal. Son Bauzá (Mallorca), Pleistoceno medio o superior.

Hipodigma: Además de la serie tipo se conserva el siguiente material:

Cueva Muleta. Colección MAD.

Sector Z (200-300 cm): Húmeros (13); urostilo (1); ilion (1); fémur (1); tibiofíbula (1); radio-ulna (1).

Sector E (200-300 cm): Húmeros (3); ilion (2); radio-ulnas (6).

Sector E: Húmeros (2); urostilo (1); fémur (1); radio-ulnas (3); vértebra rango V₇₋₈ (1).

Sector AB: Húmeros (5); urostilo (1); tibiofíbulas (3); radio-ulnas (3).

Sector X: Húmeros (3); ilion (1); tibiofíbula (1).

Sector X (200-300 cm): Húmeros (3); tibiofíbulas (7); radio-ulnas (2); tibial-fibular (1).

Cueva Muleta. Colección Universidad Estatal de Utrecht.

Sector X (200-300 cm): Húmeros (ML 2 y ML 3); tibiofíbulas (ML 4, ML 5 y ML 6); vértebra rango V₇₋₈ (ML 7); vértebra de rango V₃₋₄ (ML 8 y ML 9); radio-ulnas (ML 10).

Son Bauzá. Colección R. ADROVER.

Húmeros (19); urostilo (1); fémur (1); tibiofíbulas (9); radio-ulnas (8); sacro (2); vértebra rango V₃₋₄ (2); vértebra de rango V₇₋₈ (1).

Son Bauzá. Colección D.S.T., Universidad de Lyon (Francia).

Ilion (1); tibiofíbulas (2).

Diagnosis específica.

Baleaphryne muletensis se diferencia de cualquier discolósido conocido por la combinación de los caracteres siguientes: Ilion con tuber superius prominente, delimitado posteriormente por fosa y ubicado encima del borde distal del acetábulo; carente de crista dorsalis; fossa supracetabularis bien marcada, y pars descendens de desarrollo moderado formando ángulo recto con respecto a la pars cylindriformis. Húmero poco curvado, provisto de fossa cubitus ventralis, y con desarrollo

moderado del epicondylus ulnaris y de la crista paraventralis. Sacro bicondilar con diapófisis moderadamente ensanchadas. Urostilo carente de crista dorsalis. Tibiofíbulas y radio-ulnas de robustez moderada.

Diagnosis diferencial.

Discoglósido diferenciable de cualquier especie de los géneros Eodiscoglossus, Discoglossus (incluyendo "Prodiscoglossus") y Latonia (incluyendo "Diplopelturus" y "Miopelobates") por la carencia de crista dorsalis en urostilo e ilion. De las especies del género Bombina y de Barbourula se diferencia por la posesión de una articulación bicondilar entre sacro y urostilo. La presencia de un tuber superius en el ilion lo separa de Scotiophryne pustulosa. De Zaphrissa eurypelis ** y Pelophilus agassizi se distingue por el desarrollo mucho menor de las diapófisis sacras. La presencia de una fossa cubitus ventralis, desarrollo moderado del epicondylus ulnaris y crista paraventralis en los húmeros de esta forma, la separan de cualquier especie de Alytes.

DESCRIPCIÓN.

De entre el material atribuible a esta especie, se ha seleccionado como serie tipo el conjunto que siendo suficiente para diagnosticarla sin dudas, presentara una mayor homogeneidad en el espacio y tiempo, y cuya datación fuera lo más precisa posible. La muestra del sector X, nivel 200-300 cm de Cueva Muleta, reúne estas características. Sin embargo, no nos limitaremos en la descripción a esta serie tipo, sino que utilizaremos también el resto del material a fin de determinar la variabilidad de este anfibio.

Existe una gran concordancia entre los elementos de cada tipo, que forman entre sí una asociación coherente, por lo que atribuimos sin dudas todos los restos de discoglósidos a la

** En el caso, en nuestra opinión poco probable, de que se trate de un auténtico discoglósido (ver capítulo VI).

a la misma especie. Todos los elementos son igualmente concordantes en talla.

Ilion.

El holotipo (Lám. F 1 ; fig 10), ilion izquierdo casi completo (falta sólo el segmento más anterior de la pars cylindriformis), presenta la siguiente morfología: Pars ascendens grande, terminada en una punta isquiática dorsal aguzada. Fossa supracetabularis bien desarrollada. Tuber superius prominente, globoso, situado en parte encima de la cavidad acetabular y en parte anterior a ésta, y dirigido algo lateralmente hacia fue-
ra. Pars descendens relativamente bien desarrollada, ensancha-
da ventralmente y formando ángulo recto con respecto a la pars
cylindriformis. Ausencia de crista dorsalis. Pars cylindriformis notablemente recta en su tercio proximal (= posterior), Tu-
ber interilíaco rudimentario en la cara interna.

En adición al descrito, se conservan otros 6 ilia en Cue-
va Muleta (Lám.F1,fig.11,12) y uno en Son Bauzá, que confir-
man los caracteres enumerados. Es notable la homogeneidad de
estas piezas, especialmente en características como el grado
de curvatura del tercio proximal o el ángulo de la pars des-
cendens, que parecerían a priori como altamente variables. La
muestra es poco numerosa, pero el examen de caracteres análo-
gos en series de más de 200 individuos de Discoglossus pictus,
así como en una docena de Alytes obstetricans, confirma esta
constancia.

Por otra parte, esta pieza esquelética es altamente diag-
nóstica. La ausencia de cresta dorsal permite diferenciar es-
ta forma de Discoglossus, Latonia y Eodiscoglossus, donde apa-
rece esta estructura bien desarrollada. La presencia y ubica-
ción del tuber superius separa Baleaphryne de Bombina, pues
sus especies carecen de tuber o éste es rudimentario y situa-
do totalmente encima del acetábulo, así como de Scotiophryne,
que no tiene tuber (ESTES, 1969).

Barbourula, cuyo tuber interilíaco está muy desarrollado,

englobando a la pars descendens en una estructura sínfisaria única muy potente, está claramente alejado de la forma mallorquina.

Si bien entre los discoglósidos es con Alytes con quien muestra mayor similitud por esta pieza (ausencia de cresta dorsal, posición del tuber superius), debemos resaltar que existen diferencias tanto con A. obstetricans como con A. cisternasii. Estas diferencias se centran en la morfología del tuber superius, más globoso, dirigido algo lateralmente hacia fuera, y con fosa distal más pronunciada en Baleaphryne, así como en la posesión por éste de una foseta supracetabular más desarrollada. Además, en ambas especies vivientes de Alytes, la pars descendens está menos expandida, y su ángulo con respecto a la pars cylindriformis es en correspondencia claramente mucho mayor de 90° .

Húmero.

Los húmeros de este anfibio son relativamente esbeltos y poco curvados. Presentan una eminentia capitata bien esférica y con ubicación relativamente asimétrica con relación al eje mayor diafisario. El epicondylus radialis y la crista lateralis son reducidos. Epicondylus ulnaris de tamaño moderado, no alcanzando el final de la eminentia. Fossa cubitus ventralis presente. Impresión olecraneana corta, de forma triangular. Presenta crista ventralis y paraventralis, ésta última poco desarrollada.

Además del paratipo (Lám. F 1 ; fig. 1 y 2), en el que se basa la descripción anterior, se conservan 31 húmeros en Cueva Muleta (Lám. F 1 ; fig. 5 y 6; Lám. F.2 ; fig. 17) y 19 en Son Bauzá (Lám. F 2 ; fig. 19, 20 y 27), que concuerdan en todos los caracteres enumerados.

El examen del grado de desarrollo de las crestas distales en estas series ha resultado negativo en cuanto a la presencia de rasgos de dimorfismo sexual. Se aprecia variación en cambio

en la morfología de la cresta radial. Esta cresta puede incurvarse ligeramente en sentido ventral, produciendo entonces un área algo deprimida entre su borde, la fosa cubital ventral y el cuerpo de la diáfisis (Lám. F 2 ; fig. 27); a este respecto se ha encontrado una variabilidad continua, con un desarrollo progresivo no tipificable. Depresiones semejantes son frecuentes en Bombina y Discoglossus (jóvenes).

Por los caracteres enumerados, y al contrario que para otras partes del esqueleto, los húmeros menos parecidos a esta forma son los de las dos especies de Alytes. Alytes obstetricans, y en grado aún mayor A. cisternasii, tienen húmeros muy característicos y especializados. Como hemos visto en la sección 2.3, son huesos muy robustos y curvados, con gran torsión de la diáfisis y desplazamiento de la eminentia capitata. Carecen de fossa cubitus ventralis y presentan un desarrollo muy grande del epicóndilo ulnar y de la cresta paraventral.

Otros discoglósidos, con húmeros más generalizados, presentan mayor similitud con esta forma de Mallorca. Discoglossus, y en especial los jóvenes de D. pictus, son los morfológicamente más cercanos, aunque la similitud se desvanece al compararlos con los adultos, cuyo desarrollo de crestas y talla es mayor. Las especies de Bombina tienden a tener húmeros más rectos, con las fosas cubitales ventrales lateralmente abiertas y menos marcadas, así como crestas paraventrales rudimentarias.

Esta pieza anatómica, y en concreto su extremo distal que suele conservarse intacto, puede servirnos para establecer una comparación de tamaños entre las distintas poblaciones estudiadas. Aunque esto se tratará más adelante, debemos anticipar que la talla refleja también las similitudes y diferencias comentadas.

Radio-ulna.

Las radio-ulnas de Baleaphryne (lám. F 1 ; fig. 15; Lám. F 2 ; fig. 26 y 28) son más esbeltas, con extremo distal de la

diáfisis proporcionalmente menos ensanchado y grado de curvatura menor que Alytes.

Concordantes con el patrón general de los discoglósidos, son fácilmente diferenciables de las del otro anfibio presente en el yacimiento de Cueva Muleta (Bufo viridis) por el grado muy rudimentario de desarrollo de la fossa radii. Aún los más jóvenes Bufo viridis, y de tamaño por lo tanto comparable, presentan esta foseta profunda y bien delimitada.

Vértebras presacras.

Por desgracia en ninguna de las muestras se ha conservado el atlas.

La muestra total contiene 4 vértebras de rango V_{3-4} . Los procesos transversos se dirigen muy ligeramente hacia atrás. Neurapófisis presente aunque poco desarrollada, con su ápice posterior, de forma redondeada o bifurcada, sin alcanzar el nivel distal de las postzigapófisis. Concuerdan en general con las de Alytes, pero no con Bombina (con techos neurales lisos) ni con Discoglossus, donde los ápices neurapofisarios sobrepasan claramente el nivel posterior de las postzigapófisis, al igual que en todas las formas fósiles del grupo Latonia. En una pieza de Son Bauzá, única en la que se conserva un proceso transversal, éste tiene costilla (Lám. F 2 ; fig. 24).

De rango V_{7-8} se conservan 4 vértebras en Cueva Muleta (Lám. F 1 ; fig. 14) y una en Son Bauzá (Lám. F 2 ; fig. 25). Los procesos transversos, sin costillas, son finos y dirigidos hacia delante. Las neurapófisis, al igual que las de la región anterior del tronco, concuerdan en desarrollo y morfología con Alytes, pero no con Bombina.

Todas estas vértebras tienen centra opistocélicos, cuya morfología es común a todos los discoglósidos.

Sacros.

El sacro de este animal, del que se conserva el paratipo en Cueva Muleta (lám. F 1 ; fig. 13) y dos piezas en Son Bauzá (lám. F 2 ; fig. 22 y 23), es bicondilar y presenta las diapófisis ensanchadas. Aunque ninguno conserva las alas completas, se aprecia claramente por su mitad proximal que éstas debieron tener un grado de ensanchamiento moderado, similar al de Alytes. En Discoglossus, Eodiscoglossus y Latonia (ver FRIANT, 1960; VERGNAUD-GRAZZINI y WENZ, 1975) las alas sacrales son más estrechas. En cambio en Bombina, y en los fósiles Zaphrissa y Pelophilus (ver FRIANT, 1960), las diapófisis están mucho más desarrolladas, apreciándose ya claramente en su sector inicial.

Las neurapófisis son también similares a Alytes y Discoglossus, pero no a Bombina, cuyo techo del arco neural es prácticamente liso. Este último género y Barbourula tienen además sacros unicondilares, diferencia de gran valor taxonómico, debido a su constancia, con respecto a la forma aquí descrita.

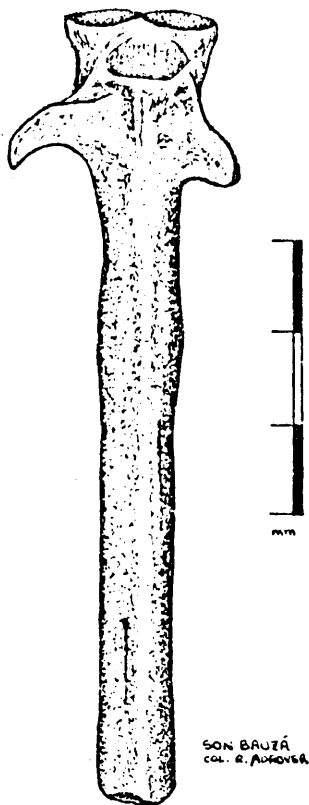
Uno de los sacros (Son Bauzá; lám. F 2 ; fig. 22) es patológico, Conserva las postzigapófisis, la izquierda rudimentaria, la derecha perfectamente desarrollada. Sus cóndilos posteriores son pequeños y separados por una gran muesca. Los planos articulares de las prezigapófisis son mucho más verticales que en los otros ejemplares, y presenta además un foramen dorsal en el comienzo de cada ala. Solo un género de anuros (Metacrinia, Myobatrachidae) presenta postzigapófisis sacrales como condición normal (TRUEB, 1973). Anomalías análogas son conocidas, aunque con frecuencias muy bajas en condiciones naturales, en Bombina bombina y B. variegata (MADEJ, 1965) y Discoglossus pictus (observación inédita).

Urostilo.

Se conservan 3 en Cueva Muleta (lám. F 1 ; fig. 7 y 8) y 1 en Son Bauzá (lám. F 2 ; fig. 18). El urostilo presenta dos

cavidades cotiloides en su articulación con el sacro; este carácter es poco variable y diferencia a esta forma de Barbourula y Bombina.

Los procesos transversos son cortos y robustos, formando un ángulo hacia atrás en su sector medio. Estos urostilos carecen de cresta dorsal, presentando en cambio crestas laterales longitudinales, aunque poco desarrolladas. Estructuras semejantes aparecen frecuentemente en Alytes obstetricans, y las hemos observado también en Bombina variegata y Bombina orientalis.



Un urostyle de Cueva Muleta (MAD; sector AB; lám. F1 ; fig. 7) es patológico. El proceso transverso izquierdo es normal, pero el derecho está muy desarrollado, en ángulo recto con respecto al eje mayor diafisario, y ensanchado distalmente. En conjunto, este proceso transverso adquiere la morfología de un ala sacral. La cresta longitudinal izquierda está muy desarrollada, con una exóstosis ganchuda dirigida hacia delante en la región final del tercio pro-

ximal. El arco neural de la primera vértebra postsacra (presumiblemente V_{10}) se conserva reconocible, y aunque fusionado al resto del hueso, se aprecian las líneas de sutura.

Esta "sacralización" unilateral de un proceso transverso del urostyle, aunque infrecuente, es un fenómeno conocido como anomalía en Bombina (SASSERNÓ, 1889; MADEJ, 1965) y Discoglossus (SANCHÍZ y PÉREZ, 1974) entre los miembros vivientes de esta familia. Cuando esta anomalía se produce, el sacro sólo desarrolla normalmente el ala del lado opuesto.

Fémures y tibiofíbulas.

Estos elementos confirman en general la mayor esbeltez de

esta forma con relación a Alytes, siendo similares a Disco-
glossus y Bombina (Lám. F 1; fig. 3 y 4; lám. F 2; fig 16).

Las tibiofíbulas presentan además una cresta en el sector proximal externo de la cara dorsal. Aunque no muy desarrollada, es mayor relativamente que en Alytes o Bombina, con ésta muy rudimentaria o inexistente, y similares a las de Disco-
glossus pictus jóvenes.

Perteneciente probablemente a esta forma, se conserva un fragmento de tibial-fibular muy deteriorado.

Discusión.

La inclusión de Baleaphryne en la familia Discoglossidae no ofrece dudas, estando basada en la totalidad de los caracteres descritos. La asociación de centra opistocélicos, costillas en adultos, sacro bicondilar y procesos transversos en el urostilo, por señalar algunos, así lo demuestra (ver sección 2.1 de este capítulo).

Las diferencias de esta forma de Mallorca con respecto a cualquier género de la familia, con excepción de Alytes, son muy claras. El examen sistemático de toda la familia, que se realiza en la sección 7-, indica que bajo cualquier prisma taxonómico la similitud morfológica más cercana recae en el viviente Alytes. Es pues necesario discutir ahora las relaciones entre ambos.

Ya hemos indicado que Alytes carece de registro fósil informativo, pues con la exclusión de citas insuguras o equivocadas (ver secciones 3- y 6.3), éste se reduce al de las especies vivientes y en épocas pleistocénicas.

Las diferencias entre Baleaphryne muletensis y las especies vivientes de Alytes residen en la morfología del ilion y especialmente del húmero. Tanto Alytes obstetricans como A. cisternasii, aunque especies claramente distintas (ver sección 2.3), presentan gran homogeneidad en este último elemento, com

partiendo los mismos rasgos de especialización. Por otra parte, son estos mismos rasgos los que sirven de base a la diagnosis osteológica postcraneal del género.

Los húmeros de Baleaphryne presentan en cambio el patrón normal, no especializado, de la familia.

Por ello, y aún siendo morfológicamente el más similar, no nos parece posible ni recomendable ampliar la diagnosis de Alytes para incluir a esta forma mallorquina. De hacerse así, eliminaríamos la utilidad de los caracteres apomórficos que definen a Alytes como una unidad sistemática y filogenética en su sentido "hennigiano" (HENNIG, 1966).

Es cierto sin embargo, que tanto utilizando una filosofía sistemática de tipo cladístico, de tipo fenético, y aún de tipo clásico, Baleaphryne se sitúa notablemente más cerca de Alytes que de los demás discoglósidos, lo que taxonómicamente puede representarse mediante su inclusión en una misma tribu, según discutiremos en la sección 7-.

Por otra parte, y aunque ambos géneros comparten un gran número de caracteres, no existen indicios suficientes como para establecer la existencia de una relación filogenética directa entre ambas formas. Interpretar que Baleaphryne muletensis es una forma relictal del grupo ancestral generalizado que dió origen a Alytes sería una afirmación hipotética (aunque posible) que requeriría confirmación mediante otros restos. La antigüedad de Baleaphryne es desconocida, y es uno de los puntos de interés en el proyecto que hemos elaborado junto a R. ADROVER para el estudio de las faunas batracológicas del Cenozoico mallorquín.

El origen y antigüedad de Alytes, en ausencia de un registro fósil prepleistocénico adecuado, es igualmente desconocido. Sin embargo, debemos citar al respecto que en el Cretácico superior (ESTES, BERBERIAN y MESZOELY, 1969) y Paleoceno superior (ESTES, 1975) norteamericanos se han recolectado húmeros presu

miblemente de discoglósidos con similar morfología "cavadora" a la de Alytes. Un ulterior estudio de este material, así como el hallazgo de otros elementos del esqueleto, son necesarios para demostrar si esta similitud genérica es debida a algo más que a mera convergencia (R. ESTES, com. personal). En todo caso, dado el conocido ritmo braditélico de evolución de estos vertebrados, la gran antigüedad para el origen de la fauna actual, y por analogía con la situación observada en otros anfibios con registro fósil más completo, no estaría en absoluto fuera de lugar el suponer una edad paleógena para el origen de Alytes.

Por ello, la gran modernidad de Baleaphryne plantea problemas biogeográficos no resueltos, pues si bien cabe pensar en una derivación de Alytes a partir de Baleaphryne (al menos teóricamente), dada la clara especialización morfológica del primero no sería posible aceptar la situación inversa, pues su pondría alterar profundamente el principio de irreversibilidad de la evolución.

El tamaño de *Baleaphryne muletensis*.

El estudio estadístico de *Baleaphryne muletensis* y la comparación de las diferentes poblaciones conocidas entre sí y con otros discoglósidos, será objeto de un estudio posterior, pues es preciso esperar a las muestras de los niveles inferiores, que a buen seguro aparecerán en las excavaciones en curso de Cueva Muleta por W. WALDREN y su equipo del Museo Arqueológico de Deyá. Este material quizá permita intuir alguna clave del proceso de extinción de esta forma. Por el momento, y suponiendo que Son Bauzá sea más antiguo que el nivel 200-300 cm de Cueva Muleta, solo podemos afirmar que el tamaño aumenta significativamente en las poblaciones más modernas. Así, una comparación de las medias de las anchuras máximas de las crestas distales del húmero entre ambas poblaciones mediante la distribución "t" de Student, indica una probabilidad menor del 0.1 % de que las diferencias sean debidas al azar del muestreo.

Los coeficientes de variabilidad para esta última medida

reflejan también la homogeneidad de las muestras, mayor como cabría esperar en Cueva Muleta (V:4.16) que en Bauzá (V:6.66), debido al tipo de deposición.

En general, y para la mayoría de los huesos, la talla de Baleaphryne muletensis es similar a la de Alytes obstetricans. En las tablas adjuntas se ofrecen, como complemento a la descripción morfológica, las medidas del escaso material conocido hasta el momento.

Resaltan sin embargo las diferencias en el húmero. El diagrama adjunto muestra gráficamente las diferencias y similitudes para este elemento con respecto a otros discoglósidos. Debemos advertir que para Discoglossus pictus solo se representan los individuos de talla inferior a la media, y de Baleaphryne de Cueva Muleta sólo los huesos izquierdos. Obsérvense las diferencias con respecto a Alytes, siendo similares los tamaños para los otros elementos del esqueleto.

En el capítulo XIII realizaremos una comparación entre la fauna del Pleistoceno balear y la actual, discutiendo diversas teorías acerca de la extinción, prácticamente holocena, de este curioso discoglósido.

MEDICIONES DEL HÚMERO DE BALEAPHRYNE MULETENSIS.

SON BAUZÁ.

' Anchura máxima ' Diámetro ant-
crestas distales. post. emin-
tia capitata.

N	14	14
\bar{x}	2.16	1.54
S	0.14	0.11
I obs.	1.84-2.32	1.24-1.69
V	6.66	7.40

CUEVA MULETA.

' Población. 'Lado.' Anchura máxima 'Diámetro ant-post'
crestas distales eminentia capitata

X (200-300 cm)	IZQ*	2.38	1.63
	IZQ	2.43	1.73
	DER	2.41	1.74
	DER	2.38	1.69
X	IZQ	2.38	1.70
	IZQ	2.25	1.68
AB	IZQ	2.40	1.75
	DER	2.34	1.71
	IZQ	2.30	1.63
	IZQ	2.34	1.75
	DER	2.46	1.80
E	IZQ	2.29	1.80
E (200-300 cm)	DER	2.22	1.59
	IZQ	2.29	1.58
	IZQ	2.24	1.58
Z (200-300 cm)	DER	2.22	1.55
	DER	2.20	1.61
	DER	2.22	1.65
	DER	2.43	1.64
	IZQ	2.13	1.59
	IZQ	2.22	1.70
	IZQ	2.25	1.63
	IZQ	2.38	1.66
	IZQ	2.11	1.49
	IZQ	----	1.62
	IZQ	2.31	----

*: Paratipo.

MEDICIONES DE LA RADIO-ULNA DE *Baleaphryne muletensis*.

' Población.	' Lado'	Longitud total diáfisis.	' Anchura distal máxima diáfisis.
Son Bauzá	IZQ	7.44	----
	IZQ	----	1.99
	DER	----	2.09
	DER	----	1.92
Cueva Muleta			
X (200-300 cm)	IZQ*	7.78	2.40
AB	DER	6.95	2.18
E (200-300 cm)	IZQ	7.71	2.52
	DER	6.96	2.20
	DER	7.71	2.34
	DER	----	2.46
Z (200-300 cm)	DER	7.78	2.34
*: Paratipo.			

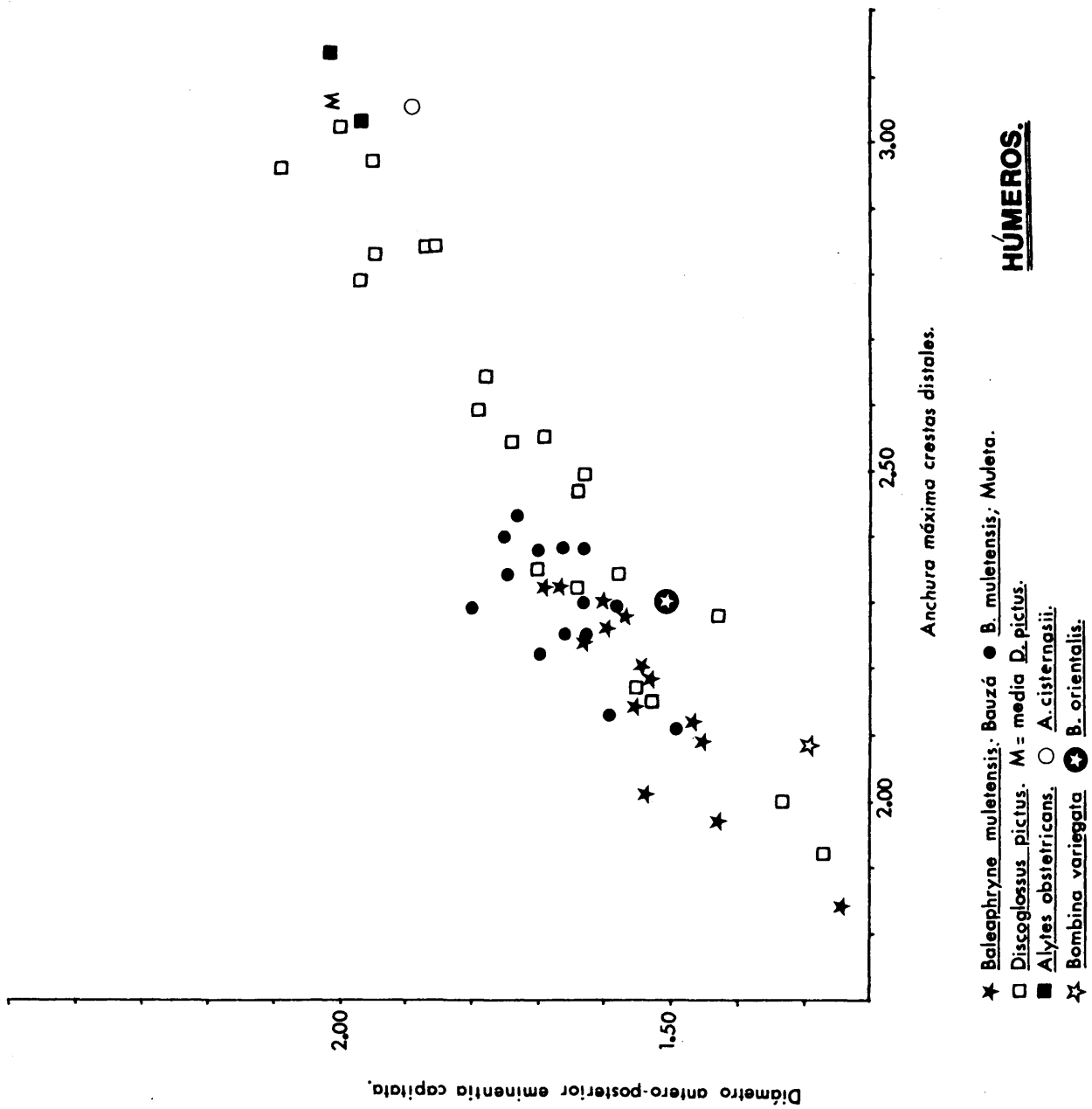
MEDICIONES DE LA TIBIOFÍBULA DE *Baleaphryne muletensis*.

' Población	' Anchura proximal máxima diáfisis.	' Longitud total diáfisis.
Son Bauzá	2.01	----
	2.04	----
	2.01	----
	2.00	----
	2.19	----
Cueva Muleta.		
X (200-300 cm)	----	14.50
AB	2.05	14.80

MEDICIONES DEL UROSTILO, SACRO Y FÉMUR. *B. muletensis*.

'Elemento.'	Medida.	'S.BAUZÁ.	'C.MULETA.'	Sector.'
Urostilo.	Anch. máx. cotilos	1.63	1.51	E
	Alt. máx. cotilos	0.70	0.62	E
	Alt. techo c. neural	1.13	0.93	E
Sacro	Anch. máx. cóndilos	1.66	1.58*	X (200-300 cm)
	Long. máx. centrum	1.61	1.63*	X (200-300 cm)
Fémur	Long. total diáfisis	----	14.45	E

*: Paratipo.



HÚMEROS.

6.4- Conclusiones.

1- Se describe un nuevo género y especie de discoglósido del yacimiento de Cueva Muleta (Pleistoceno terminal) de Mallorca. Idéntica forma aparece en el yacimiento de Son Bauzá, también del Pleistoceno mallorquín.

2- Baleaphryne muletensis nov. gen. nov. sp. es un discoglósido cuya similitud morfológica máxima recae en el género Alytes, pero que muestra caracteres con estadios primitivos y generalizados con respecto a los claramente especializados de las dos únicas especies de Alytes.

3- Aunque una derivación filética de Alytes a partir de Baleaphryne es teóricamente posible, no existen datos suficientes que permitan afirmarlo con un mínimo de confianza, pues el registro fósil no aporta con respecto al origen o desarrollo de ninguno de estos dos géneros.

4- Los niveles superiores de Cueva Muleta, datados mediante C^{14} (WALDREN, 1972), indican la persistencia de este género endémico hasta fechas muy recientes y prácticamente holocenas, por lo que el problema de su extinción (ver sección 7-) permanece inexplicado.

6.5- Cueva de los Huesos (Asturias).

Edad: Holoceno.

Este yacimiento presenta asimismo un nivel del Pleistoceno superior (nivel "industria"), carente de discoglósidos, así como una población actual de egagrópilas (ver sección 4.2-) con Discoglossus pictus.

Es muy difícil determinar la edad real del material holoceno (nivel "negro"), compuesto por Rana temporaria (33.3 %) y Discoglossus pictus (66.6 %) (número mínimo, 9 individuos), pudiendo remontarse tal vez únicamente a algunos siglos como máximo. El interés de este yacimiento reside sólo en que se presenta como intermedio en el desarrollo de los depósitos de egagrópilas desde los niveles claramente "actuales" hasta el típico yacimiento del Pleistoceno superior. Los huesos, con mineralización acusada, se han integrado totalmente en una capa sedimentaria, y presentan las mismas fracturas que los típicos ya nétamente fósiles. Este nivel por otra parte presenta también contaminación de elementos más recientes, dato a tener muy en cuenta en el tratamiento e interpretación de los niveles arqueológicos con fauna, pues supone la existencia probable de un cierto (aunque pequeño) componente de error en estos últimos.

La existencia de un nivel inferior sin D. pictus confirma nuestra interpretación de que la colonización de la cornisa cantábrica por esta especie, que aún no se ha completado, es un fenómeno totalmente holoceno, según se discutirá más de talladamente en el capítulo XII.

6.6- Varios.

Alytes obstetricans ha sido detectado , aunque esporádicamente, en varios niveles del Pleistoceno superior cantábrico, según detallaremos en el capítulo XII. La persistencia de

esta especie en el área está pues probada paleontológicamente como continúa, al menos desde el Pleistoceno medio. Esta continuidad no es sorprendente, visto que los miembros vivientes soportan condiciones climáticas muy dispares, habiéndose reportado con respecto a condiciones frías a más de 2000 mts en el Pirineo (SALVADOR, 1974; BALCELLS, 1975).

7- TAXONOMIA, FILOGENIA Y BIOGEOGRAFÍA DE LOS DISCOGLÓSIDOS.

Dado que la mayoría de las interpretaciones de las formas fósiles de esta familia son a menudo contradictorias en la literatura (ver sección 3-) por falta de una infraestructura taxonómica, y ciertamente en nuestra opinión no equilibradas con respecto a las formas vivientes, nos ha parecido necesario intentar la integración de unas y otras en un mismo sistema.

Obviamente, los caracteres que es necesario analizar para la consecución de este objetivo son únicamente aquellos susceptibles de ser observados en estado fósil. Por ello, y como ya hemos reseñado en el capítulo metodológico, el sistema así desarrollado será sólo en el mejor de los casos una aproximación al posible si la muestra estuviera comprendida únicamente por seres vivientes, y se pudieran utilizar por lo tanto un conjunto de caracteres de varios sistemas anatómicos.

7.1- TAXONOMIA.

.1- Síntesis de morfoclines.

Siguiendo la metodología esbozada en el capítulo II, es necesario ahora exponer unos breves comentarios acerca de los caracteres utilizados, sintetizados en sus morfoclines y polaridades. Muchos de estos caracteres corresponden a los ya tratados en la sección 2.3 (osteología comparada de los géneros actuales), a los que hemos añadido algunos derivados directamente de las descripciones de fósiles. Se han eliminado en cambio aquellos claramente ligados a otros en su aparición, por creer que responden a una misma tendencia, así como otros sobre los que de momento no es posible una inferencia de polaridad con la suficiente confianza. Con los caracteres que exponemos a continuación analizaremos la taxonomía supragenética.

Carácter 1- Tipología de la relación intercotilar del atlas.

La tipología utilizada fué desarrollada inicialmente por LYNCH (1971), y ya ha sido discutida en la sección 2.4. No parece claro en absoluto el atribuir el tipo II como primitivo para el Orden, debido a la presencia en los Ascaphidae del III. Sin embargo, y para los discoglósidos, aceptaremos el II como primitivo y los I y III como derivaciones, aunque como ya hemos visto estos tipos son mucho menos estables de lo que LYNCH (1971, 1973) y TRUEB (1973) suponen.

Debido a su manifiesta variación intragenérica en discoglósidos, seguimos la codificación de LYNCH (1973) agrupando juntos los tipos II y III frente al I en nuestra discusión al nivel genérico y supragenérico, pero al no haber observado variación intraespecífica al respecto, mantendremos en cambio la tipología original en las discusiones infragenéricas.

Tipo II o III	(0)**
Tipo I	(1)**
Polaridad:	(0)→(1)

Carácter 2- Angulación entre los cotilos del atlas.

Un ángulo menor de 180° entre los ejes mayores de ambos cotilos, situación común a la inmensa mayoría de los anuros, se acepta como condición primitiva. La horizontalidad cotilar constituye por lo tanto una derivación.

Menor de 180°	(0)
Igual a 180°	(1)
Polaridad	(0)→(1)

Carácter 3- Cresta ventral del atlas.

** (0) y (1,2 etc) simbolizan los estadios primitivo y derivado (s) respectivamente para la muestra.

Al igual que el carácter anterior, la casi totalidad de los anuros carecen de esta cresta, incluyendo las formas supuestamente más primitivas, por lo que su presencia se considera claramente como una derivación.

Ausencia (0)
 Presencia (1)
 Polaridad (0) → (1)

Carácter 4- Crestas neurapofisarias.

Por el mismo razonamiento del carácter anterior, la ausencia de crestas neurapofisarias, con arcos neurales lisos en toda la columna, constituye una derivación. Nótese al respecto que existe similitud morfológica entre Bombina y Pelodytes.

Presencia de crestas (0)
 Ausencia de crestas (1)
 Polaridad (0) → (1)

Carácter 5- Imbricación V_2-V_4 .

En un intento por delimitar el grado de imbricación de la columna vertebral, hemos distinguido tres tipos de solape basados en la longitud del ápice neurapofisario de V_2-V_4 . Estos ápices pueden alcanzar aproximadamente el nivel distal de las postzigapófisis, no alcanzarlo, o sobrepasarlo con creces. Sobre la polaridad de este carácter seguimos la opinión de GRIFFITHS (1963), LYNCH (1973) y TIHEN (1965), y consideramos contra TRUEB (1973) que la tendencia se realiza hacia la reducción. Vista por otra parte la situación en los anuros más primitivos (Ascaphidae entre otros), consideramos también que el alargamiento excesivo del ápice, hasta alcanzar en ocasiones a la vértebra siguiente a la inmediatamente posterior, constituye igualmente una derivación. Debemos advertir que la cuantificación de este carácter es distinta aquí con respecto a los criterios utilizados por los autores antes citados, y

que si bajo esos criterios el testimonio de los dos anuros fósiles más antiguos (Vieraella y Notobatrachus, Ascaphidae) es contradictorio (ESTES y REIG, 1973) por existir exposición dorso-lateral del cordón nervioso, no lo es bajo nuestra consideración única del sector medio (ápice de la neurapófisis).

Apices alcanzan el nivel distal postzigapófisis	(0)
Sobrepasan ampliamente	(1)
No alcanzan	(2)
Polaridad	(0) $\begin{matrix} \rightarrow (1) \\ \rightarrow (2) \end{matrix}$

Carácter 6- Orientación de los procesos transversos de V_{7-8} .

La orientación muy hacia delante de los procesos transversos de estas vértebras, pasando prácticamente por debajo de las prezigapófisis, debe considerarse derivado vista la situación en las vértebras posteriores (inmediatamente presacras) de Triadobatrachus (PIVETEAU, 1937; ESTES y REIG, 1973), los anuros más antiguos (ESTES y REIG, 1973) y los Ascaphidae vivientes (RITLAND, 1955a). De nuevo Bombina muestra gran similitud morfológica con respecto a Pelodytes y algunos pelobátidos.

Procesos transversos orientados ligeramente hacia delante (máximo 45°)	(0)
Muy hacia delante	(1)
Polaridad	(0) \rightarrow (1)

Carácter 7- Ensanchamiento de las diapófisis sacras.

La condición primitiva, a juzgar por los Ascaphidae vivientes y fósiles, es la de poco ensanchadas ("dilatadas" en TRUEB, 1973). La gran expansión de Bombina le asemeja otra vez a Pelodytes y los pelobátidos. Alytes muestra un grado claramente intermedio.

Diapófisis poco ensanchadas	(0)
Ensanchamiento moderado	(1)
Muy ensanchadas	(2)

Polaridad (0)→(1)→(2)

Carácter 8- Tipo de articulación sacro-urostilar.

Estamos de acuerdo por nuestras observaciones con los comentarios de TRUEB (1973), que sugieren que también existen casos de transición de la condición bicondilar a la monocondilar (ver capítulos VII y IX). Para los discoglósidos sin embargo, y dada la condición presente en los Ascaphidae, consideramos la posesión de un sólo cóndilo como primitiva y la de dos como derivada. Debemos resaltar que la familia Discoglossidae es la única entre los anuros donde se presentan a la vez, bien desarrollados y sin intermedios, ambos tipos. En las otras familias el carácter es invariable, aunque hay casos que podrían considerarse como de tránsito incipiente.

Articulación monocondilar	(0)
Bicondilar	(1)
Polaridad	(0)→(1)

Carácter 9- Cresta dorsal en el urostilo.

La condición primitiva, según el "outgroup" tantas veces mencionado, parece ser la ausencia de esta estructura.

Ausencia	(0)
Presencia	(1)
Polaridad	(0)→(1)

Carácter 10- Desarrollo de la pars acromialis de la escápula.

En todos los discoglósidos la clavícula se solapa sobre la escápula, pero la reducción de la pars acromialis en Bombina parece ser una condición derivada, pues comporta la asimilación de esta zona a la clavícula, con la que se fusiona. Gran parte del margo anterior pasa asimismo a pertenecer a la clavícula, existiendo una zona no osificada de separación con respecto al resto. Siendo la situación normal en la gran mayoría de los anuros, y en particular en las formas más primiti-

vas, la carencia de tal reducción y fusión, codificamos ésta como la situación derivada.

No reducción ni fusión	(0)
Reducción y fusión	(1)
Polaridad	(0) → (1)

Carácter 11- Fossa cubitus ventralis del húmero.

Es conveniente el aclarar cuando consideramos presente esta estructura, pues en la literatura existe variación en las interpretaciones de "presencia" o "ausencia". Así, HECHT y ESTES (1960) consideran que los discoglósidos, entre otros, carecen de esta fosa.

La fossa cubitus ventralis es una pequeña concavidad ventral en el sector distal del húmero que permite el juego articular de la radio-ulna. Se presenta en norma lateral como una zona biselada de la diáfisis inmediatamente encima de la eminentia capitata. Aunque con un desarrollo ciertamente muy variable, hemos podido constatar su existencia en todos los anuros discutidos directamente en esta tesis (en los que la zona es observable), salvo dos notables excepciones: Alytes y los paleobatrácidos.

En Alytes, como en Rhinophrynus (Rhinophrynidae), la eminentia capitata es mucho mayor relativamente que en el resto de los anuros, y sus húmeros muestran como hemos visto una clara especialización "cavadora". En los paleobatrácidos la eminentia capitata presenta en su parte más anterior que contacta con la diáfisis una superficie plana (de textura diferente al resto) a modo de "cuello" aunque sin estrechamiento, y que interrumpe la "esfericidad" normal de este cóndilo en los anuros. Sus epicóndilos, como en los Pipidae, están bien desarrollados, produciéndose una notable simetría en esa región. Los húmeros de ambas familias, al igual que otras partes del esqueleto, muestran una notable adaptación a una vida acuática extrema.

Por todo ello, y utilizando el criterio morfológico de especialización (HEYER, 1975), codificamos la presencia de una fossa cubitus ventralis como primitiva, y su ausencia como condición derivada.

Bombina, y otra vez como Pelodytes y los pelobátidos, presenta fossa cubitus ventralis, pero ésta no está delimitada lateralmente, lo que supone una derivación respecto a la condición normal con delimitación en ambos lados. Por otra parte, no parece necesario en absoluto el atribuir a esta etapa morfológica una posición intermedia con respecto a la de pérdida de fosa.

Presente y delimitada en ambos lados	(0)
Ausente	(1)
Presente, lateralmente abierta	(2)
Polaridad	(0) → (1) ↘ (2)

Carácter 12- Incurvación diafisaria y cresta paraventral en el húmero.

Una ligera asimetría en la ubicación de la eminentia capitata, con incurvación diafisaria, es condición ampliamente generalizada en anuros primitivos, por lo que se la considera aquí como la situación plesiomórfica. El gran incurvamiento y torsión de Alytes, convergente con Rhinophrynus, y la poca curvatura de Bombina, similar al respecto a Pelodytes y Rana, se consideran derivados. Este carácter va asociado en su presentación al grado de desarrollo de la cresta paraventral, que pasa de moderado a hipertrofiado (1) o rudimentario (2), por lo que lo codificamos conjuntamente con la asimetría y torsión.

Asimetría, incurvación y cresta paraventral marcadas	(0)
Muy marcadas, con torsión	(1)
Simetría, diáfisis casi recta, cresta rudimentaria	(2)
Polaridad	(0) → (1) ↘ (2)

Carácter 13- Cresta dorsal ilíaca.

El desarrollo de una cresta dorsal ilíaca constituye claramente una derivación con respecto a su ausencia (Ascaphidae y formas primitivas de todas las familias).

Ausencia	(0)
Presencia	(1)
Polaridad	(0) → (1)

Carácter 14- Tuber superius ilíaco.

La presencia de un tuber superius no está necesariamente ligada a la de cresta dorsal, pues sirven de fijación a distintos haces musculares, aunque siempre que hay cresta su región proximal se diferencia en forma de tuber. Por ello es conveniente su tratamiento por separado. Nos mostramos de acuerdo con TRUEB (1973) en considerar su aparición como una derivación, vista además la situación en los Ascaphidae (RITLAND, 1955a).

Además del fósil Scotiophryne (ver sección 3-), Bombina es el único género bien conocido entre los discoglósidos con especies que carecen de tuber. Como ya hemos indicado en la sección 2.3-, 3 de sus 4 especies no presentan esta estructura, pero si en cambio el poco conocido B. maxima. El status de esta última especie precisa revisión, pues muestra cranealmente, en adición al ilium, una tendencia diferencial con respecto a las otras especies, y encaminada a una mayor terestrialidad (obs. pers.).

Ausencia o variable intragenéricamente**	(0)
Presencia	(1)
Polaridad	(0) → (1)

** Unica excepción cometida en esta lista, y justificada anteriormente, en la que los caracteres son constantes dentro de cada género.

La reducción de osificación en el sector antero-medial (que delimita posteriormente la fontanela) de los frontoparietales parece ser la condición derivada, pues comporta una regresión con respecto al grado de osificación de estos huesos presente en anuros primitivos y preanuros (TRUEB, 1973).

La unión entre los frontoparietales en toda su longitud, que constituiría la tendencia contraria, está claramente asociada al carácter 16-, y queda allí codificada. Cabe señalar al respecto que existen formas con ornamentación y espacio normal para la fontanela, por lo que toda esta tendencia, que culmina con fusión total entre ambos, queda integrada aquí conjuntamente con la situación normal del grado de osificación (sin ornamentación).

No reducción	(0)
Reducción	(1)
Polaridad	(0)→(1)

Carácter 18- Pérdida de columella.

Según el razonamiento de ESTES y REIG (1973) y LYNCH (1973), la pérdida de este elemento se considera derivada.

Presencia	(0)
Ausencia	(1)
Polaridad	(0)→(1)

Carácter 19- Proceso paracoronoide en el angular.

La aparición de este proceso, que no sucede en la casi totalidad de los anuros (primitivos o no), debe considerarse claramente como una derivación.

Ausencia	(0)
Presencia	(1)
Polaridad	(0)→(1)

.2- Resultados.

En la tabla de la página siguiente se presenta la distribución de los estadios de estos caracteres en 6 géneros de discoglósidos. Con la excepción de Eodiscoglossus (HECHT, 1970; VERGNAUD-GRAZZINI y WENZ; 1975), esta tabla se basa totalmente en observaciones personales.

Existen sin embargo otros géneros de discoglósidos que no han podido ser incluidos, pues sólo se conoce de ellos una sección insignificante de los caracteres utilizados. Del fósil Scotiophryne (ESTES, 1969; ESTES y REIG, 1973) se conocen sólo contadas piezas anatómicas, así como del viviente Barbourula, del que sólo hemos podido estudiar un ilium, sin haber sido descrita nunca su osteología detallada. Pelophilus (ver sección 3-) debe ser revisado y adecuadamente descrito. La información que ofrecen estas formas será discutida posteriormente, una vez hayamos delimitado las relaciones entre las restantes.

El cálculo del % de estadios derivados para cada taxón proporciona un índice grosero del "grado de primitivéz" de la forma en cuestión. A este respecto los resultados han sido:

Género	'N° observables'	N° derivados.	'% derivados. '
<u>Eodiscoglossus</u>	12	4	33.3
<u>Discoglossus</u>	19	7	36.8
<u>Latonia</u>	18	9	50.0
<u>Bombina</u>	19	11	57.9
<u>Alytes</u>	19	7	36.8
<u>Baleaphryne</u>	11	3	27.3

Aunque el número de caracteres utilizados es pequeño, y por lo tanto la fluctuación de estos porcentajes elevada, los resultados adjuntos permiten los siguientes comentarios:

DISCOGLOSSIDAE. CARACTERIZACIÓN DE GÉNEROS.

'Carácter 'Eodiscoglossus'	Discoglossus	Latonia	Bombina	Alytes	Baleaphryne
1	---	0	1	0	---
2	---	0	0	1	---
3	0	1	0	0	---
4	---	0	1	0	0
5	0	1	2	0	0
6	0	0	1	0	0
7	0	0	2	1	1
8	1	1	0	1	1
9	---	1	0	0	0
10	0	0	1	0	---
11	---	0	2	1	0
12	---	0	2	1	0
13	1	1	0	0	0
14	1	1	0	1	1
15	1	1	2	0	0
16	0	1	0	0	---
17	0	0	1	1	---
18	0	---	1	0	---
19	---	1	0	0	---

1- Eodiscoglossus, a pesar de su gran antigüedad (Jurásico superior), no es en absoluto una forma especialmente primitiva, presentando un índice claramente comparable al del viviente Discoglossus.

2- Bombina, en contra de la opinión de SLABBERT y MAREE (1945; fide ESTES y REIG, 1973) y RITLAND (1955b) que lo consideran el más primitivo y similar a Ascaphus de los discoglósidos, se presenta muy al contrario como el de mayor derivación con respecto a la condición primitiva.

Alytes, y especialmente Baleaphryne, tienen porcentajes muy bajos. Los del segundo se deben muy probablemente a los pocos caracteres conocidos, y no atribuimos una especial significación a que alcance un valor absoluto inferior incluso al de Eodiscoglossus. El valor del primero al respecto refleja probablemente nuestro intento de homogeneizar los caracteres, tratando conjuntamente todas las debidas a una misma especialización. Con independencia de su especialización del miembro anterior, su nivel de derivación es igual al de Discoglossus y superior al de Baleaphryne. Más adelante discutiremos adecuadamente este problema.

En la página siguiente se ofrece una tabla de similitud morfológica género a género. Una observación de los valores fenéticos, basados en similitud total sin discriminación de estadios primitivos y derivados, nos permite apreciar que la muestra se distribuye claramente en 3 grupos (Eodiscoglossus, Discoglossus y Latonia; Alytes y Baleaphryne; y Bombina), con porcentajes muy altos dentro de cada grupo. Los dos valores cladísticos, basados sólo en caracteres con estadios derivados compartidos, indican asimismo la existencia de estos 3 grupos, si bien con valores absolutos menores.

Una primera operación posible con esa tabla es la construcción de gráficos de similitud, que representan de forma gráfica los valores de la misma.

DISCOGLOSSIDAE. SIMILITUD MORFOLÓGICA ENTRE GÉNEROS.

Géneros.	1	2	3	4	5	6
1- <u>Eodiscoglossus</u>		83.3	72.7	16.7	66.7	57.1
2- <u>Discoglossus</u>	66.7 (33.3)		88.9	15.8	47.4	54.5
3- <u>Latonia</u>	57.1 (36.4)	77.8 (38.9)		05.6	33.3	54.5
4- <u>Bombina</u>	00.0 (00.0)	00.0 (00.0)	00.0 (00.0)		31.6	18.2
5- <u>Alytes</u>	33.3 (16.7)	16.7 (10.5)	14.3 (11.1)	07.1 (05.3)		81.8
6- <u>Baleaphryne</u>	40.0 (28.6)	28.6 (18.2)	28.6 (18.2)	00.0 (00.0)	60.0 (27.3)	

Notas: Las cuadrículas situadas por encima de la diagonal indican la similitud fenética en %.

Las cuadrículas situadas por debajo de la diagonal indican la similitud cladística, basada sólo en caracteres derivados compartidos. Sin paréntesis se muestra el % de compartidos con respecto al total de derivados de ambos taxones comparables. Entre paréntesis se muestra el % con respecto al total de caracteres.

En la página siguiente se muestran el fenograma y cladograma (sobre el número de derivados) realizados por simple unión de grupos por sus coeficientes máximos de similitud entre cualquier par de taxones de los grupos a comparar, y construido por adición miembro a miembro sobre el par más parecido (Discoglossus-Latonia)**. Este fenograma simple muestra por una parte la agrupación de Discoglossus-Eodiscoglossus-Latonia y de Alytes-Baleaphryne en niveles comparables de similitud (80-90 %), así como la unión de estos dos grupos entre si en un nivel notoriamente superior (65-70 %) al que sería posible con Bombina respecto a cualquiera de ellos (30-35%).

Con el cladograma se obtienen idénticos resultados, si bien lógicamente se desciende mucho en valores absolutos. En ambos, Baleaphryne se muestra más cerca de Alytes que cualquiera de ellos con relación al grupo Discoglossus, por lo que se cortocircuitan.

El cladograma basado en el total de caracteres (entre paréntesis en la tabla) muestra una estructura similar, aunque como cabría esperar los valores absolutos descienden aún más, y en este caso y por un margen insignificante (1.3 %) no se requiere la agrupación de Alytes-Baleaphryne frente al grupo Discoglossus.

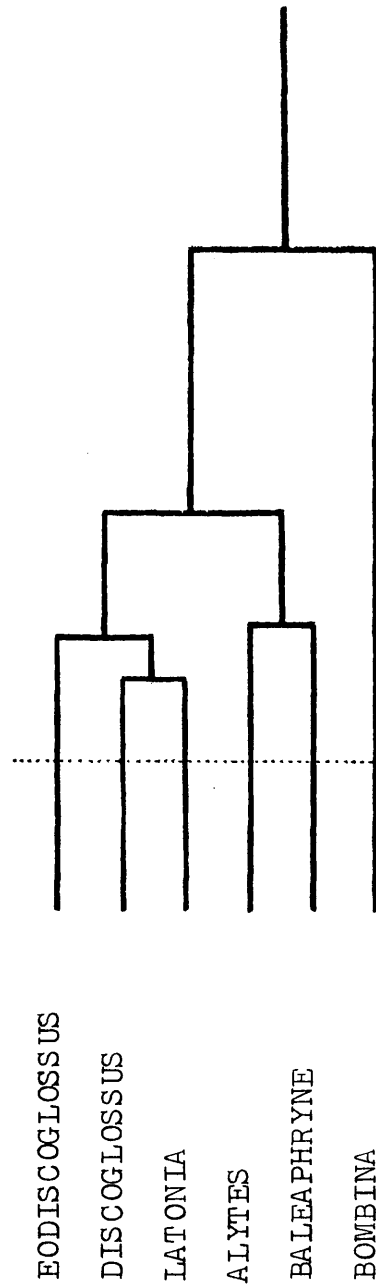
En cualquiera de los tres sistemas el grupo compuesto por Eodiscoglossus-Discoglossus-Latonia se descompone en Discoglossus-Latonia de una parte y Eodiscoglossus de otra, aunque con unos valores tan cercanos que no creemos revista particular significación. Si es indicativo en todo caso de la mayor primitividad de este último frente a los primeros.

Bombina presenta valores de similitud total muy bajos con respecto a cualquiera de los otros géneros. Su columna cladística es aún más radical, pues no comparte ningún estadio deri

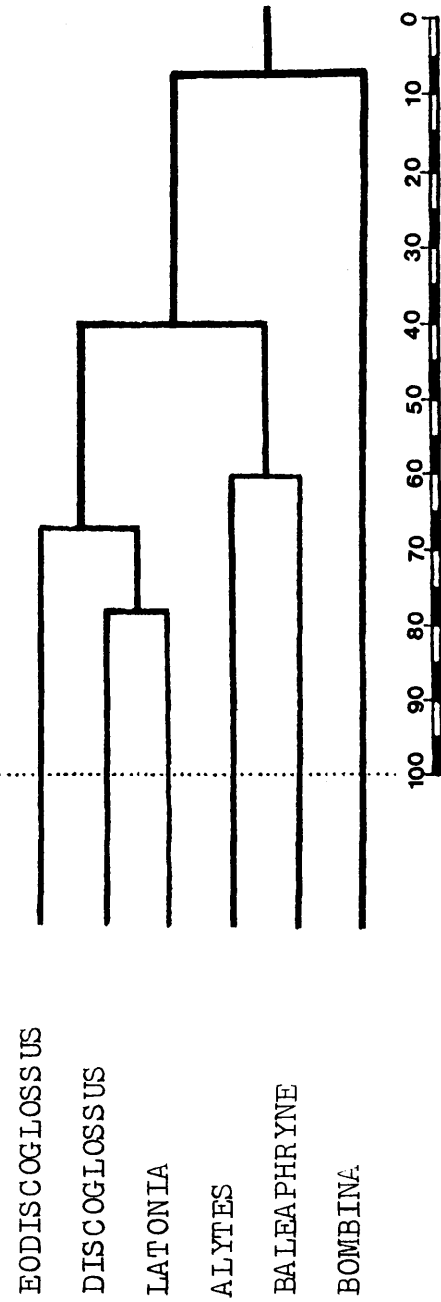
** y con el correctivo por "cortocircuito".

DISCOGLOSSIDAE. FENOGRAMA Y CLADOGRAMA INTERGENÉRICOS.

Fenograma.



Cladograma.



vado con ningún otro género, a excepción de Alytes con quien comparte el número 17, siendo por tanto mínima la similitud de esta forma con el resto. Por ello, y con claridad, la muestra se descompone en dos grupos: Bombina de una parte, y los otros 5 (a su vez en dos grupos) de otra.

Análisis filogenético de los cladogramas.

Si pretendemos, como hemos establecido en la metodología, que la taxonomía refleje la evolución del grupo, es preciso analizar el contenido filogenético de los distintos cladogramas.

A fin de seleccionar el modelo más adecuado a nuestros fines, podemos evaluar cada uno de los cladogramas posibles en función de su grado de parsimonia, determinado a su vez por el número de las convergencias y/o evoluciones paralelas que presente y del contenido en información de los morfoclines con esa peculiaridad.

El método combinatorio proporciona un gran número de cladogramas posibles, que por presentar una proporción muy alta de convergencias podemos desechar en nuestra discusión. Nos restringiremos pues en ésta a los tres casos más parsimoniosos.

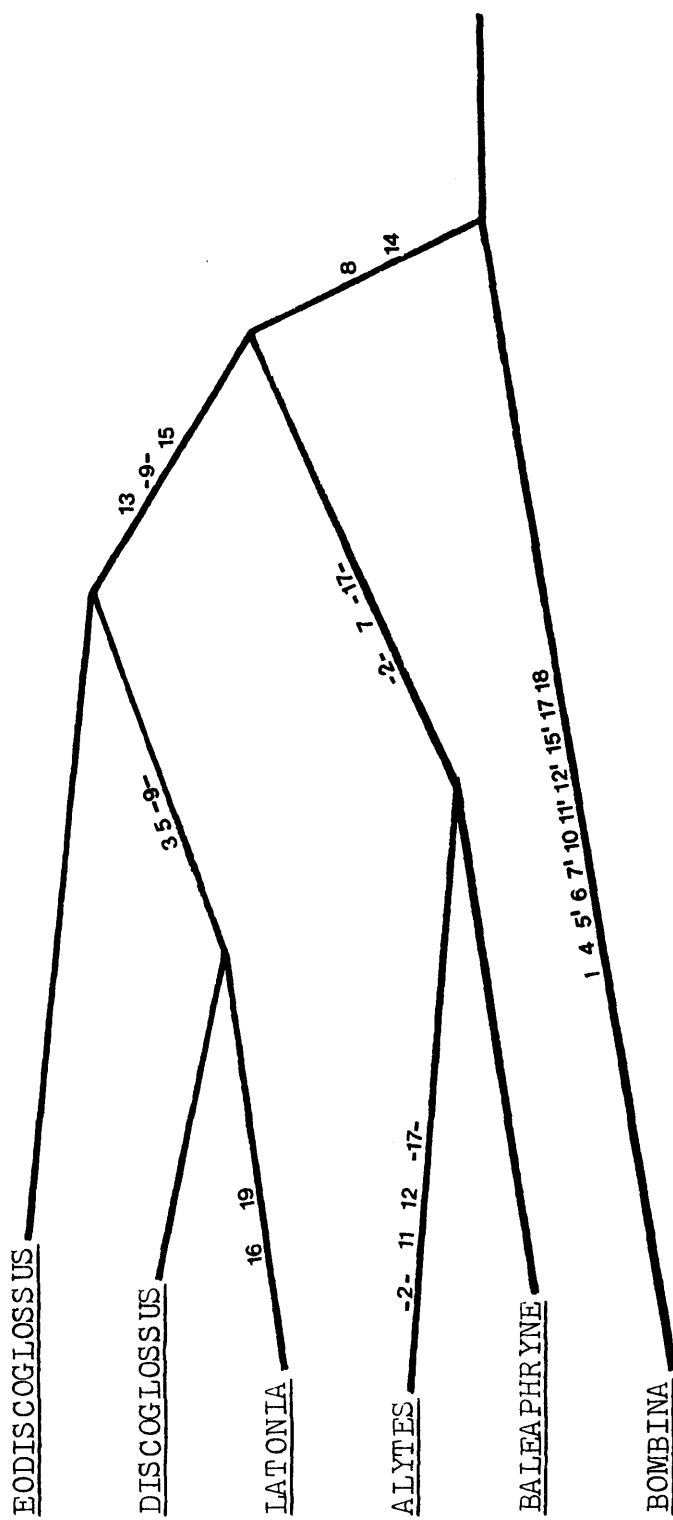
En las páginas siguientes se representan estos tres cladogramas. En el primero de ellos, que refleja los gráficos de similitud fenético y cladístico, sólo se produce una convergencia: El carácter 17 (reducción de osificación del frontoparietal) alcanza un estadio derivado de forma independiente en las líneas de Bombina y Alytes.

El número 2-, que relaciona Alytes y Baleaphryne con Bombina frente a Discoglossus, presenta derivación independiente de los caracteres 8 (tipo de relación sacro-urostilar) y 14 (tuber superius ilíaco).

Simbología.

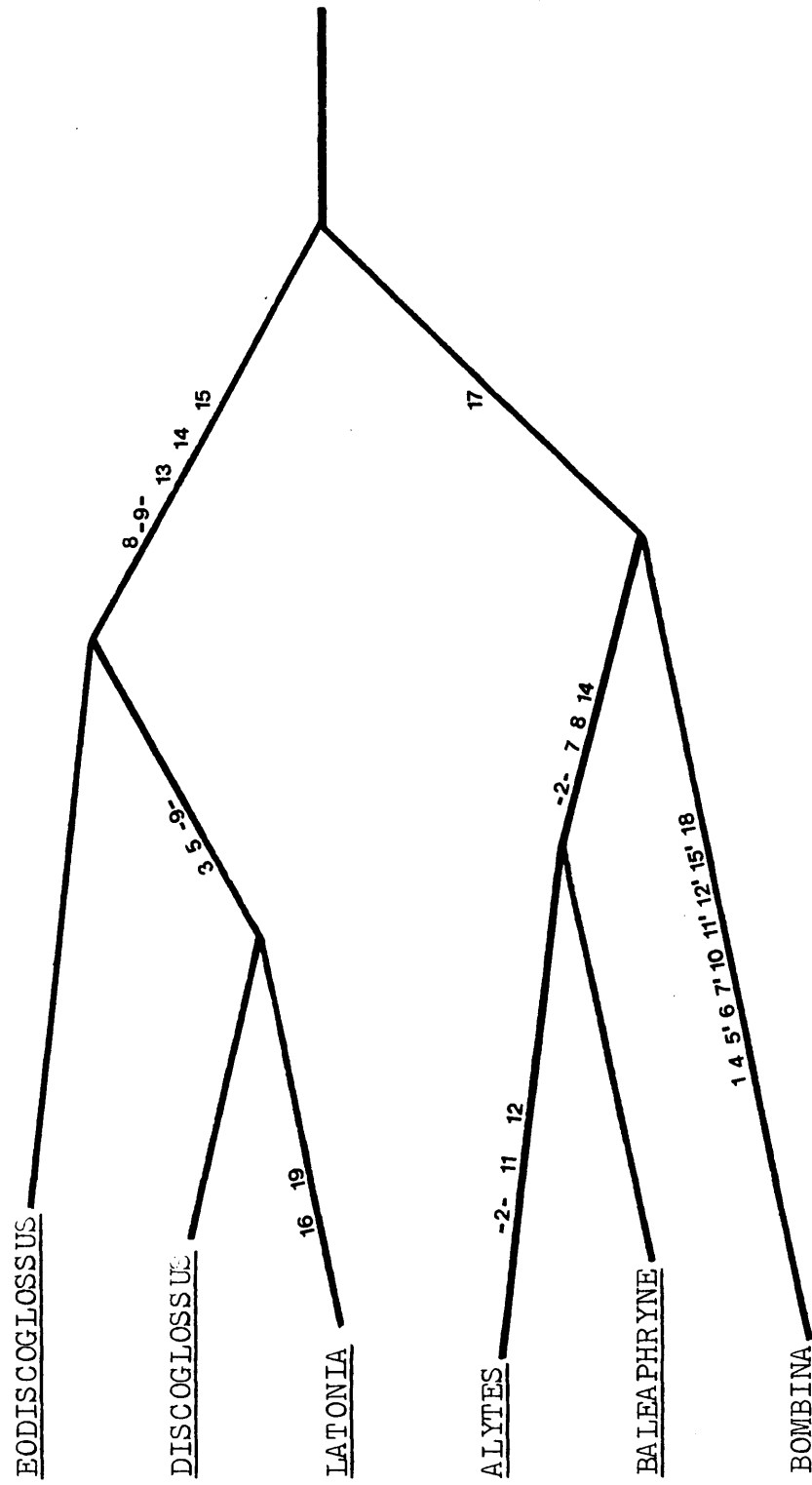
- La numeración corresponde a la lista anterior de morfoclines.
- Números simples: Estadio primitivo del carácter.
- Número subrayado: Estadio derivado (1) del carácter.
- Número subrayado y apostrofado: Estadio derivado (2) del carácter.

GÉNEROS DE DISCOGLOSSIDAE. CLADOGRAMA ALTERNATIVO I.



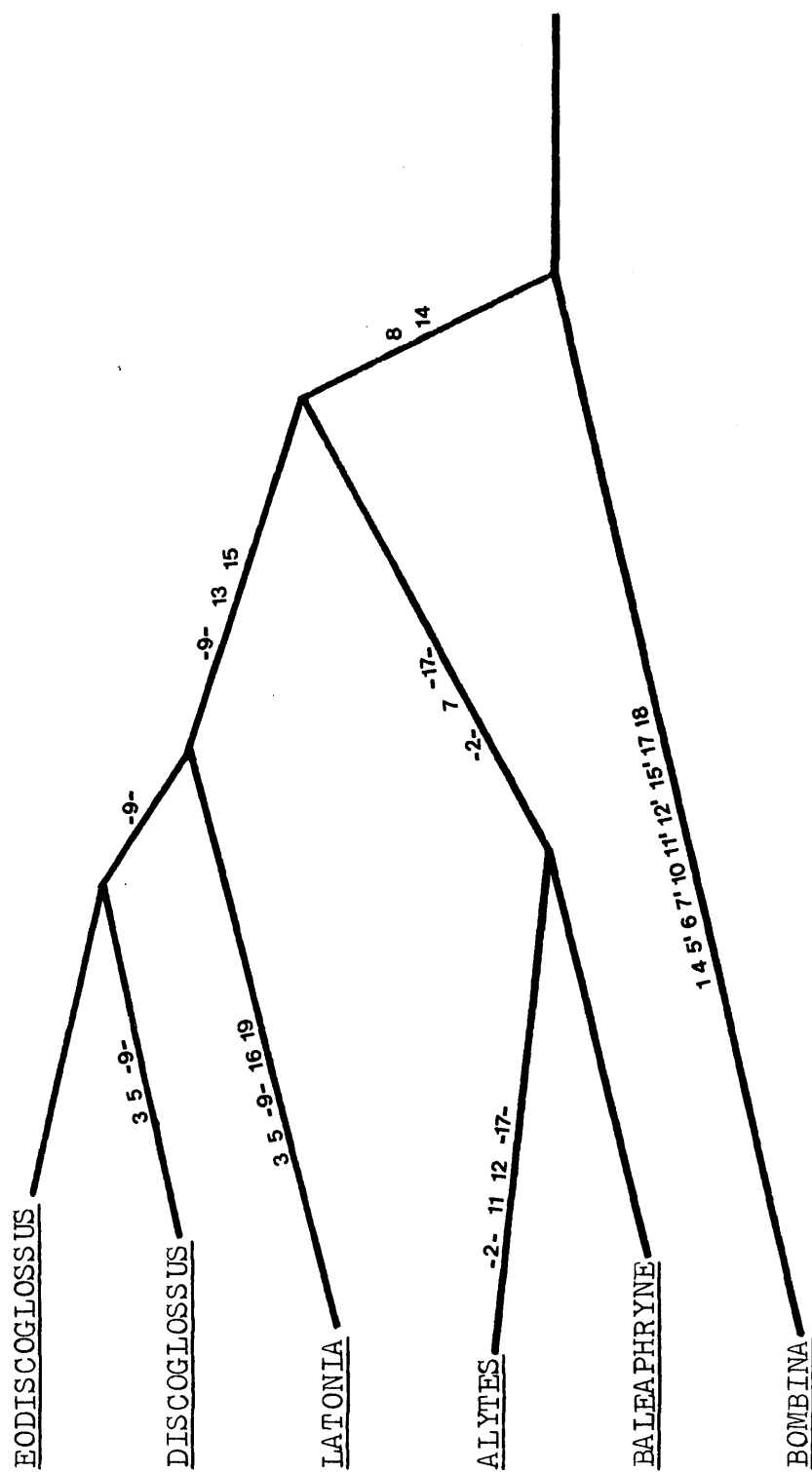
La numeración indica los caracteres que derivan desde el estadio primitivo. Los números apostrofados significan derivación al estadio (2). Los números entre guiones, alternativas en el momento de derivación en una misma línea.

GÉNEROS DE DISCOGLOSSIDAE. CLADOGAMA ALTERNATIVO II.



(Ver simbología en el cladograma alternativo I)

GÉNEROS DE DISCOGLOSSIDAE. CLADOGRAMA ALTERNATIVO III.



(Ver simbología en el cladograma alternativo I)

En cualquiera de estos dos cladogramas, si permutamos la relación Latonia-Discoglossus frente a Eodiscoglossus por la relación Discoglossus (o Latonia)-Eodiscoglossus frente a Latonia (o Discoglossus)(ej. cladograma 3), se produce la adición a las convergencias anteriores de la derivación independiente del carácter 3 (cresta ventral del atlas) y 5 (imbrincación).

Por otra parte, la comparación de la información contenida en los caracteres 8 y 14 frente al 17, según el criterio de HECHT y EDWARDS (1976, ver capítulo II), apunta igualmente a la elección del cladograma alternativo número 1 y no a la del 2. En efecto, mientras el carácter 17 debe ser codificado como perteneciente al tipo 1 o 2 del baremo de HECHT y EDWARDS (op. cit.), y por lo tanto de mínima información, los caracteres 8 y 14 deben considerarse del tipo 3 (o quizás más el carácter 8), menos sujeto a convergencia.

Por todo ello, el modelo elegido a tenor de la metodología expuesta es claramente el representado en el cladograma alternativo 1.

.3- Taxonomía supragenérica propuesta.

La taxonomía que proponemos, derivada de los resultados anteriores, está basada en características osteológicas compatibles con el registro fósil. Podemos resumir nuestra interpretación en las notas siguientes:

.1- Unidad familiar.

Los resultados expuestos indican el gran alejamiento de Bombina y formas afines con respecto a los otros discoglósidos. No tenemos noticias de que en tiempos recientes se haya insinuado la posibilidad de escisión de la familia Discoglossidae. Esta postura, que no nos parecería en absoluto descabellada, y a la que por el contrario nos nostramos proclives, requeriría el análisis de una muestra de OTUs a nivel fami-

liar (a fin de evaluar la hipótesis de forma consistente y equilibrada) y la inclusión de caracteres procedentes de otros sistemas anatómicos, extremos ambos que exceden el marco y objetivos de este trabajo.

Sea esta sospecha de heterogeneidad cierta o errónea, es evidente que cualquier generalización de caracteres, especialmente frecuentes en trabajos paleontológicos, y que conciernan a esta familia, deberá hacerse con una especial prudencia.

.2- Subfamilias.

Al ser muy pequeño el número de géneros normalmente admitidos en esta familia, se han usado muy poco en la literatura los taxones de rango subfamiliar. A este respecto debemos discutir el sistema de FEJÉRVÁRY (1921), que propone dos subfamilias con la siguiente composición:

Discoglossinae: Discoglossus, Latonia y (?) Ascaphus.

Bombininae: Pelophilus, Bombina y Alytes.

La distinción entre ambas se basa esencialmente en el hábitat general ("tipo rana" o "tipo sapo"), tamaño de la fontanela (aproximadamente nuestro carácter 17), caracteres del sacro (ensanchamiento de las diapófisis) y del urostilo. En este último hueso, FEJÉRVÁRY (op. cit.) parece considerar como mucho más importante su distinción entre "paleourostilos" y "neo-urostilos" (FEJÉRVÁRY, 1917), basada en la presencia o ausencia de cresta dorsal y crestas laterales longitudinales, que la condición claramente uni o bicotilar de Bombina y Alytes.

Con independencia de que este sistema, que concuerda por cierto con nuestro cladograma alternativo número 2, proporciona como ya hemos visto un número mayor de convergencias, discutimos plenamente del valor atribuido por FEJÉRVÁRY (1917, 1921) a su tipología urostilar como criterio de distinción.

"Paleourostilos" aparecen en muchas familias, incluyendo aquellas en que una mayoría de los taxones presentan típicos "neourostilos". Así por ejemplo Osornophryne (RUIZ-CARRANZA y HERNÁNDEZ-CAMACHO, 1976), un bufónido muy especializado de Colombia y Ecuador, presenta quizás el mayor desarrollo conocido de crestas laterales longitudinales. Los caracteres en que se basa esta distinción se han mostrado como muy variables en pelobátidos (ver capítulo VI) y en los mismos discoglósidos fósiles, de los que se ofrecen abundantes ejemplos en este trabajo, y donde llegan a variar intrapopulacionalmente. Frente a esta situación, la variabilidad de la articulación mono/bicotilar es prácticamente estable en todas las familias**.

Nos mostramos partidarios por lo tanto de agrupar Alytes junto a Discoglossus y no junto a Bombina, aunque mantenemos con respecto a FEJÉRVÁRY (1921) la separación de Bombina y Discoglossus en subfamilias distintas.

.3- Subfamilia Discoglossinae

Diagnosis osteológica: Discoglósidos con relación intercotilar del atlas tipo II o I; neurapófisis vertebrales presentes; procesos transversos de V_{7-8} orientados ligeramente hacia delante; articulación sacro-urostilar bicondilar; escápula con pars acromialis no reducida; tuber superius ilíaco presente, pars descendens nunca rudimentaria; presencia de columella.

Como hemos indicado, esta subfamilia está compuesta de dos grupos bien diferenciados de géneros.

a- Tribu I. Discoglossinii

** Varía en cambio como veremos la adquisición de la condición de fusión sacro-urostilar, estadio no conocido en discoglósidos.

Diagnosis osteológica: Ejes mayores de los cotilos del atlas con angulación menor de 180° ; diapófisis sacras poco ensanchadas; urostilo con cresta dorsal; húmero con cresta para ventral moderada y asimetría e incurvación diafisarias marcadas, presencia de fossa cubitus ventralis delimitada lateralmente; ilium con cresta dorsal desarrollada, pars descendens moderada y tuber interilíaco; frontoparietales sin reducción en su grado de osificación (*)

Géneros: Discoglossus (gen. tipo), Eodiscoglossus y Lationia (***)

b- Tribu II. Alytinii.

Diagnosis osteológica: Altas con cotilos de ejes mayores situados en línea recta, carentes de cresta ventral; ápices neurapofisarios de V_{2-4} alcanzan sin sobrepasar el nivel distal de las postzigapófisis; diáfisis sacras moderadamente ensanchadas; urostilo sin cresta dorsal; ilium sin cresta dorsal, pars descendens moderada y tuber interilíaco rudimentario; carentes de ornamentación craneal; reducción en la osificación del frontoparietal; sin proceso paracoronoide en el angular (**)

Géneros: Alytes (gen. tipo), Baleaphryne.

.4- Subfamilia Bombininae

Diagnosis osteológica: No es posible ofrecer una diagnosis completa en ausencia de descripciones osteológicas detalla

** Los caracteres correspondientes a cráneo y atlas son desconocidos en Baleaphryne.

* Los caracteres 2, 9, 11 y 12 de esa diagnosis no se conocen en Eodiscoglossus.

*** Las diagnosis genéricas se encuentran en la tabla "caracterización de géneros" de esta sección.

das de Barbourula busuangensis. Los caracteres que se ofrecen a continuación proceden al respecto de la literatura con la excepción de los ilíacos que hemos podido constatar directamente. Esta lista es pues susceptible de considerable ampliación.

Relación intercotilar del atlas de los tipos I o II; diapófisis sacras ensanchadas; articulación sacro-urostilar del tipo monocondilar; urostilo sin cresta dorsal; ilium sin cresta dorsal; tuber superius ilíaco presente, ausente o variable intragenéricamente; pars descendens rudimentaria; carencia de ornamentación craneal.

Géneros: Bombina (gen. tipo.), Barbourula, y con duda los fósiles Scotiophryne y Pelophilus.

.4- Taxonomía intragenérica.

Como hemos visto a lo largo de todo este capítulo, los diferentes géneros de esta familia presentan una gran homogeneidad interna. Si añadimos a esto el tener un número muy pequeño de especies, la creación de una taxonomía intragenérica carecería en gran parte de utilidad, por lo que no será desarrollada aquí. Sin embargo, es preciso aportar, a modo de resumen, algunas breves consideraciones a la luz de las nuevas formas descritas en este trabajo.

1- Discoglossinae. Tribu Discoglossinii.

Discoglossus: D. pictus, algo más grande y robusto que D. sardus y con relación intercotilar del atlas del tipo II, parece ser ligeramente más primitivo que el endemismo tirrénico y que la forma fósil de Cerdeña (que quizás requiera su definición como especie válida). Estas tres formas y el casi desconocido D. nigriventer forman un conjunto muy homogéneo con respecto a D. vertaizoni, D. troschellii y los fósiles de Quercy atribuidos a la primera. Estas especies (o especie)

oligocénicas no son en absoluto primitivas en su morfología con respecto a las vivientes, juzgando al menos por el material desarticulado de Quercy, que por su mucho mayor talla y robustez indican una acusada tendencia hacia la morfología típica de los Latonia miocénicos.

Eodiscoglossus: Este género, muy similar al viviente Discoglossus, es hasta el momento monoespecífico.

Latonia: El confusionismo existente en este género, unido a la ausencia de descripciones integrales (esto es, de todos los elementos óseos) de muchas de sus formas, hace especialmente arriesgada la delimitación de grupos intragenéricos. Sin embargo, y en base fundamentalmente al material estudiado directamente por nosotros, parecen existir tres grupos de formas.

La forma más típica, L. seyfriedi de Oeningen, parece muy similar, y aún coespecífica, con las descritas en Sansan, Neudorf, Frantiskovy Lazné y Pzeworno II, grupo al que habría que añadir las inéditas de La Grive y quizás hasta Diplopelturus rusciniensis.

Un segundo grupo, basado exclusivamente en restos franceses hasta el momento inéditos (ver sección 4.2), y en el cual no ha podido aún determinarse la existencia de una o dos especies, parece ocupar una posición notablemente menos especializada que la correspondiente al primer grupo, siendo por lo tanto más cercanos a los Discoglossus oligocénicos.

El tercer grupo, compuesto de formas de talla menor, se diferencia en caracteres del atlas e ilium de las anteriores. A este grupo, presente en el Vallesense español y en el Turoliense y Plioceno griegos, podría corresponder la recientemente descrita L. kolebabi (ŠPINAR, 1976 a).

Aunque esta distinción de tres grupos dentro del género Latonia responde a los datos con que se cuenta de momento, he

mos de advertir que quizás se muestre como inadecuada cuando la variabilidad de Latonia sea conocida en alguna de sus formas. Al carecerse de datos sobre variabilidad en este género, ha sido necesario extrapolar la presente en Discoglossus, que es la forma más cercana, como mejor aproximación. Sin embargo no debe olvidarse que la variabilidad es a su vez variable entre los distintos taxa, por lo que los resultados a este respecto tienen que tomarse con las debidas reservas.

2- Discoglossinae. Tribu Alytinii.

Alytes: Las dos especies vivientes del género son muy similares, pero como ya hemos expuesto (sección 2.3) A. obstetricans es morfológicamente más primitivo que A. cisternasii, que ha extremado (especialmente en robustez y morfología "cavadora" del miembro anterior) las tendencias del primero.

Baleaphryne: Este género es hasta el momento monoespecífico. Su no inclusión en Alytes se ha justificado anteriormente, pues muestra con respecto a las dos especies vivientes de éste una notable falta de especializaciones comunes, al mismo nivel que Discoglossus con respecto a Latonia.

3- Bombininae.

Bombina: Las cuatro especies vivientes son muy similares, diferenciándose algo B. maxima que parece mostrar una mayor terrestrialidad y falta de reducción de estructuras.

Barbourula: Este género es monoespecífico. Por los pocos datos de que se dispone parece haber derivado con respecto a los otros bombininos en el sentido de adaptarse a una existencia acuática extrema.

Scotiophryne: Género hasta el momento monoespecífico. Su consideración como discoglósido, alternativa que sin ser inequívoca es la más probable de momento, se basa en la gran similitud que presenta con Bombina en caracteres ilíacos y hume

rales. Son precisamente estos dos elementos los que presentan mayor similitud entre Bombina, Pelodytes y pelobátidos, como ya hemos mencionado en la tabla anterior de morfoclines, y por lo tanto los que producen la inseguridad de la atribución. Scotiophryne presenta la especialización, única en la subfamilia, de poseer ornamentación craneal.

Pelophilus: Este género es monoespecífico, y debe ser revisado antes de poder ser situado con confianza en el contexto de los discoglósidos. Por los pocos datos publicados se debe considerar como muy cercano o idéntico a Bombina.

.5- Tamaños.

Nos ha parecido útil, dada la ausencia de datos en la literatura, presentar una comparación global de los tamaños de los diferentes discoglósidos fósiles. Dado que las formas aquí tratadas pertenecen con excepción de Baleaphryne a la tribu Discoglossinii, nos restringiremos a ésta. Baleaphryne presenta un tamaño conjunto muy similar al de Alytes obstetricans, claramente mayor que A. cisternasii, y de él ya hemos ofrecido las medidas de todos los elementos conocidos (ver sección 6.4).

La comparación de tamaños en discoglósidos terciarios no es tarea fácil, pues en la literatura es raro el trabajo que ofrece tablas de mediciones, y en los casos en que existen no siempre son equivalentes a las de otros. Esta notable ausencia de medidas nos obliga a circunscribirnos en gran parte a nuestros propios datos. Por otra parte, existe el problema de comparar fósiles bidimensionales (articulados) con formas desarticuladas, y dentro de estas últimas no siempre es posible la medición de los mismos elementos óseos. No es posible por lo tanto la comparación directa de muchas de las formas.

Por todo ello hemos recurrido a una homogeneización artificial, aún conscientes de que se produce una notable pérdida

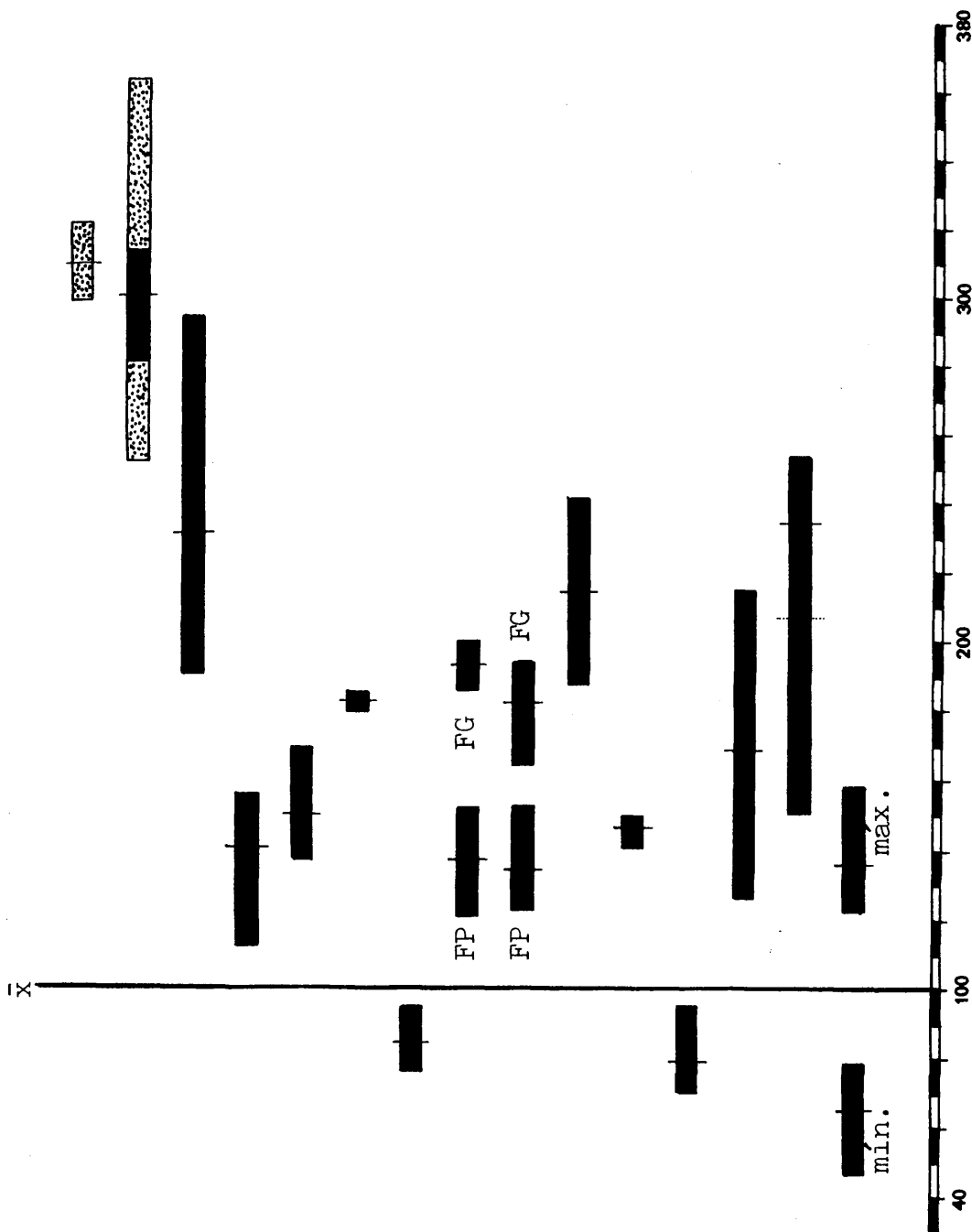
de precisión, por parecernos el único camino para visualizar globalmente las grandes diferencias de tamaño en estos animales. Cada una de las medidas ha sido convertida a una escala arbitraria, basada en considerar como 100 la media de la medida en cuestión en la población de Discoglossus pictus de Montefaro I. Se ha tratado de escoger preferentemente las medidas de elementos cuyas proporciones fueran lo más estables posible dentro de la tribu, que en general coinciden con las de los elementos menos informativos taxonómicamente (radio-ulnas, tibiofíbulas, cóndilos del sacro, etc), a fin de que reflejaran de forma más perfecta el tamaño global y no diferencias debidas a una desproporcionalidad taxonómica.

En el diagrama de la página siguiente se presentan los resultados de la aplicación de este método. En el caso de Latonia cf. seyfriedi de Neudorf se presenta punteado por basarse únicamente en medición sobre fotografía. Las zonas punteadas de Latonia seyfriedi de Oenningen pudieran quizás reflejar sólo desproporcionalidad taxonómica. Con independencia de los datos referentes a D. troschelii (BOULENGER, 1891) y D. vertaizoni (FRIANT, 1960), el diagrama se basa en observaciones personales.

Este diagrama debe tomarse sólo como muy aproximativo. En primer lugar los valores de variación comprobados son muy grandes: siguiendo la misma técnica se han cuantificado los individuos teóricos más grande y más pequeño de Montefaro I (individuos que reúnen para todas las medidas los valores máximos y mínimos respectivamente), con lo que el tamaño relativo a la media alcanza un valor en el máximo de 160. En segundo lugar, los valores de los fósiles se basan generalmente en pocas medidas, por lo que la significación de sus medias es relativamente baja, aunque como ya hemos visto los coeficientes de variación no son altos.

Por otra parte, no existiendo correspondencia entre el tamaño máximo en adultos en condiciones naturales y el tamaño en el momento de completar la metamorfosis, las medidas m_i

Discoglossus pictus



DISCOGLOSSIDAE. Dispersión de tamaños.

Latonia cf. seyfriedi. Neudorf. (L)
Latonia seyfriedi. Oeningen (I).
Latonia sp. Laugnac. (II)
Latonia sp. Pikermi 4. (III)
Latonia sp. A. Metochi 3. (III)
Latonia sp. Lefthon I.
Discoglossus aff. sardus. Oschiri.
D. cf. vertaizoni. Belgarite IV A.
D. cf. vertaizoni. Fonbonne I.
Discoglossus vertaizoni. Vertaizon
Discoglossus troschelii. Rott.
D. aff. pictus. El Arquillo II.
Latonia sp. Masía Barbo II.
Latonia sp. Navarrete del Rio.
Discoglossus pictus. Máx. \bar{x} y min.

nimas de cada recorrido carecen en gran parte de interés.

No sucede lo mismo con los valores máximos, que aunque obviamente influidos por el azar, reflejan bien las diferencias que pueden observarse con el material de que hoy día se dispone. Basados especialmente en ellos es posible realizar las observaciones siguientes:

a- Discoglossus.

-- Sólo dos formas fósiles (D. cf. pictus de El Arquillo II y D. aff. sardus de Oschiri) presentan valores, aunque muy ligeramente, menores de 100. Su tamaño es pues similar al del viviente D. pictus (y D. sardus), y como hemos visto pueden considerarse morfológicamente como antecesores de las especies actuales.

-- D. troschelii se presenta con un tamaño equivalente al del individuo teórico máximo de Montefaro I, y menor que D. vertaizoni (ver también sección 4.1). Las formas del Quercy atribuidas a este último (descompuestas en "forma pequeña" y "forma grande") presentan valores intermedios entre ambas.

b- Latonia.

-- L. seyfriedi y formas consideradas por nosotros como afines (Neudorf etc) adquieren el máximo de tamaño conocido para la familia, con valores claramente superiores a 300, equivalente al de un Bufo bufo muy grande.

-- El grupo segundo de formas de Latonia (Laugnac) tiene un tamaño grande, pero inferior al de L. seyfriedi, siendo intermedio entre este último y D. vertaizoni.

-- Los pequeños Latonia del grupo tercero presentan tamaños máximos inferiores a las otras formas del género, no superando nunca el de D. vertaizoni.

7.2- FILOGENIA.

Con arreglo a la metodología expuesta, hemos pretendido reflejar taxonómicamente la mejor inferencia evolutiva que es posible elaborar con los datos disponibles, por lo que nos limitaremos aquí a la crítica y pruebas accesorias del modelo aceptado.

Los caracteres utilizados en el análisis del apartado anterior fueron seleccionados de forma que no variaran dentro de cada género, pero si intergenéricamente. Observando ahora el cladograma aceptado (o cualquiera de los alternativos) puede apreciarse que los géneros teóricos de los que derivan Baleaphryne/Alytes, Discoglossus/Latonia, y Eodiscoglossus/Discoglossus-Latonia, coinciden en todos sus caracteres con Baleaphryne, Discoglossus y Eodiscoglossus respectivamente.

Basados pues en esos caracteres, que creemos reflejan el material fósil y actual de que se dispone, no existe la mínima contraindicación en suponer una derivación filogenética de Alytes desde Baleaphryne, Latonia desde Discoglossus y éste desde Eodiscoglossus.

Sin embargo, si aceptáramos sin mayor soporte los resultados anteriores, tomándolos como representativos y únicos de una realidad histórica como es la filogenia de ese grupo, estaríamos incurriendo en una excesiva simplificación. La problemática es compleja, y esta postura sería a nuestros ojos inaceptable e inmadura, pues revelaría una clara subestimación de la naturaleza.

En realidad, la información que se desprende del análisis taxonómico anterior es más positiva cuando se analiza en su componente de negación. El análisis intergenérico nos indica con claridad que hay que desechar un gran número de inferencias filogenéticas posibles, o mejor, que su grado de probabilidad como representación histórica es menor y su aceptación

no explicaría todos los datos de que se dispone. El modelo aceptado en cambio cumpliría la última condición, pero es preciso confrontarlo con el resto de la evidencia disponible, es decir, de aquellos datos no incluidos en la discusión taxonómica intergenérica, a fin de testar su validez como explicación global.

Prescindiendo de los datos de índole no osteológica, que son difícilmente observables en fósiles y cuya consideración excedería los límites de este trabajo, debemos analizar aquellos que varíen intragenéricamente para calibrar de alguna forma si existen grupos que indiquen las tendencias observadas en el género supuestamente derivado.

El objetivo anterior es imposible de cumplir hoy día en los casos de Baleaphryne y Eodiscoglossus, por tratarse de géneros de momento monoespecíficos. En el caso de la derivación Discoglossus-Latonia, el examen intragenérico (ver sección anterior) muestra que tanto en tamaño como en caracteres del atlas e ilion existen formas de Discoglossus (ver también sección 4.1) que se apartan del modelo de las restantes especies en sentido nétamente indicativo y precursor de Latonia. Por otra parte, y en correspondencia, existen formas de Latonia (por desgracia aún inéditas) que se muestran en tamaño y caracteres craneales como claramente menos especializadas que las formas típicas (L. seyfriedi), sirviendo en cierto sentido de puente de unión entre ambos grupos. En realidad, la única diferencia en el límite sería la adquisición, siquiera incipiente, de ornamentación craneal.

Vista la variación en las especies conocidas de Alytes y Discoglossus; Baleaphryne y Eodiscoglossus, considerados como entes abstractos representantes de estadios evolutivos morfológicos y no únicamente como los concretos B. muletensis y E. santonjae, pueden ser aceptados como antecesores de los primeros. Esta postura de momento no presenta incompatibilidades, pero tampoco se haya fortalecida por el análisis de filogenias concretas de rango inferior. Los datos de que se dispo

ne son muy pocos, y no sería prudente afirmar como inequívocas estas filogenias, visto que los taxones basales ("géneros") no tienen de momento límites reales concretos sino imaginarios ("grados de evolución").

La aceptación de Baleaphryne como género independiente de Alytes ya ha sido justificada anteriormente. De la misma forma, y en contra de la opinión de MLYNARSKI (1976), Latonia debe considerarse válido frente a Discoglossus. Creemos que esta postura ha quedado ámpliamente justificada y corroborada por todos los datos expuestos en este capítulo.

Límites temporales e interés biostratigráfico.

Los límites temporales de todas estas formas han sido ya explícitamente detallados. En el gráfico de la página siguiente se presentan de nuevo éstos en unión al modelo filogenético seleccionado. Este último ha sido elaborado de forma totalmente independiente a los datos espacio-temporales.

El interés biostratigráfico de estos animales es nulo, en primer lugar debido a la escasez de restos y datos disponibles, y en segundo lugar por la excesiva longevidad de sus especies, según hemos tenido (y tendremos) ocasión de constatar fehacientemente.

DISCOGLOSSIDAE. Dispersión temporal y filogenia.

La numeración pequeña representa a los restos siguientes:
tes:

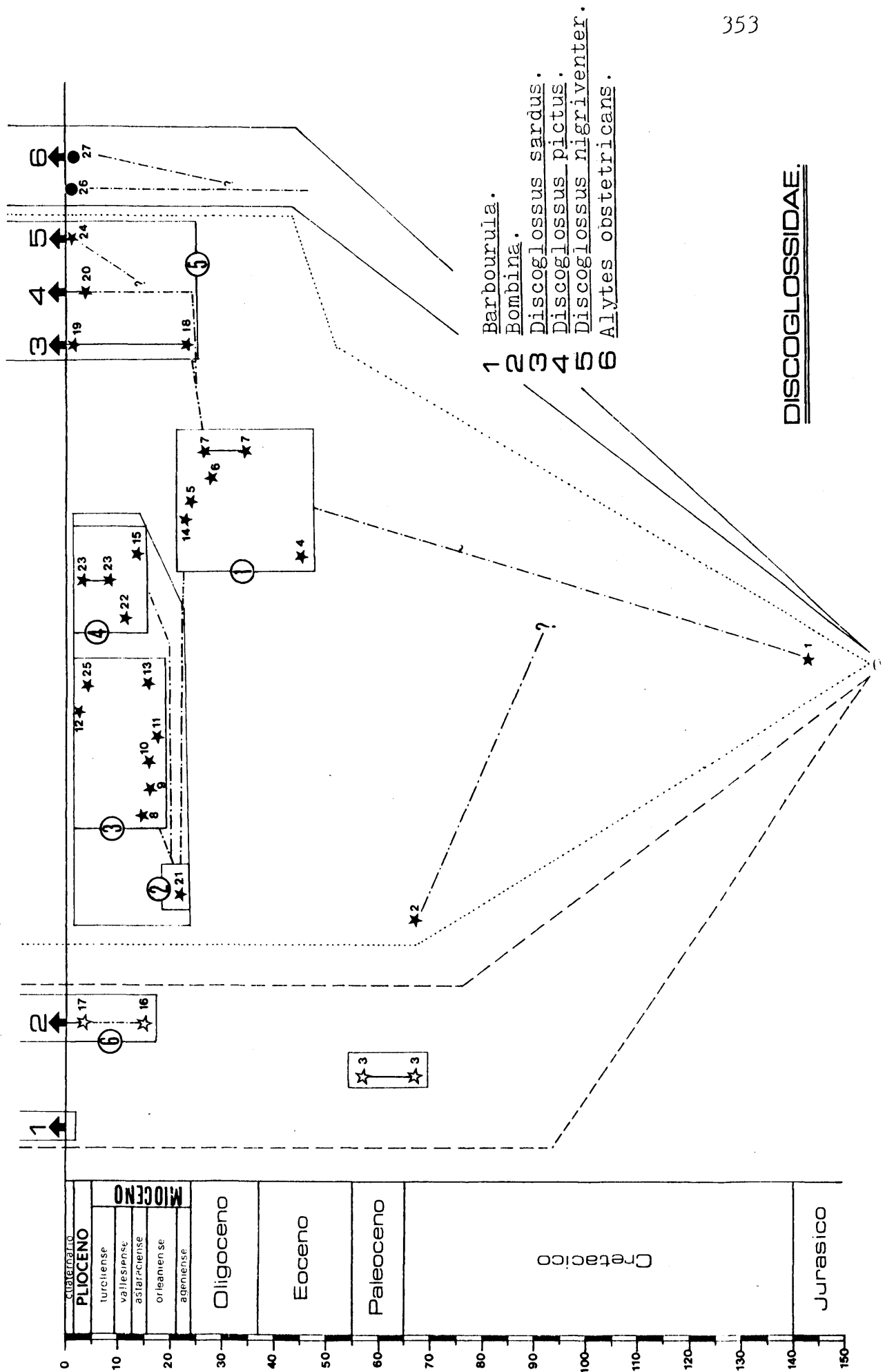
- 1- Eodiscoglossus santonjae.
- 2- Discoglossinii. Inédito. R. ESTES (com. pers.) y obs. pers.
- 3- Scotiophryne pustulosa.
- 4- Opisthocoelellus weigelti. Geiseltal.
- 5- Discoglussus troschellii. Rott.
- 6- Prodiscoglossus vertaizoni. Vertaizon.
- 7- Discoglossus cf. vertaizoni. Quercy.
- 8- Latonia seyfriedi. Oenningen.
- 9- Latonia gigantea. Sansan.
- 10- Latonia cf. seyfriedi. Neudorf.
- 11- Latonia fejfari. Frantiskovi Lazné.
- 12- Discoglossus cf. giganteus. Arondelli.
- 13- Discoglossus cf. giganteus. Pzeworno II.
- 14- Opisthocoelellus hessi. Bechlejovice.
- 15- Discoglossus cf. pictus. Beni Mellal.
- 16- Pelophilus agassizii. Oenningen.
- 17- Bombina sp. Arondelli.
- 18- Discoglossus aff. sardus. Oschiri.
- 19- Discoglossus cf. sardus. Silanus.
- 20- Discoglossus cf. pictus. El Arquillo II.
- 21- Latonia sp. Laugnac.
- 22- Latonia sp. Masis del Barbo II.
- 23- Latonia sp. Mioceno y Plioceno de Macedonia.
- 24- Discoglossus sp. Ubeidiya.
- 25- Diplopelturus susciniensis.
- 26- Baleaphryne muletensis.
- 27- Alytes obstetricans Atapuerca.

Las denominaciones de esta lista son las anteriores a este trabajo, y en gran parte erróneas. La interpretación aquí dada se expone en los rectángulos:

- ① Discoglossus (Opisthocoelellus).
- ② Latonia. Especie o grupo de especies II.
- ③ Latonia. Especie o grupo de especies I.
- ④ Latonia. Especie o grupo de especies III.
- ⑤ Discoglossus (Discoglossus).
- ⑥ Bombina.

Los rectángulos carecen de significación estratigráfica. Se conservan las restantes denominaciones.

————	Alytinii.]——Discoglossinae.
.....	Discoglossinii.]	
-----	Bombininae.	
-----	Filogenia.	

DISCOGLOSSIDAE.

7.3- BIOGEOGRAFÍA.

En el diagrama de la página anterior, en el que se ha tratado deliberadamente de utilizar una escala ajustada a la cronología absoluta, se muestra claramente la pobreza del registro fósil. Aún así, existen datos muy importantes derivados del testimonio de los fósiles y que deben formar parte de cualquier esquema coherente de la historia biogeográfica de estos animales.

.1- Orígenes familiares y subfamiliares.

Los fósiles estudiados en esta tesis no presentan evidencia en contra de los esquemas de desarrollo biogeográfico a nivel familiar hoy día en boga, representados fundamentalmente por los trabajos de ESTES y REIG (1973) y especialmente SAVAGE (1973).

Los anuros más primitivos conocidos proceden del Jurásico basal y del Jurásico medio de Patagonia (revisión en ESTES y REIG, 1973), y pueden ser adscritos con relativa confianza a la familia viviente de los Ascaphidae. Esta familia presenta actualmente dos únicos géneros: Ascaphus en el NW de los EE.UU. y Leiopelma en Nueva Zelanda. Considerando que Triadobatrachus, del Triásico inferior de Madagascar, puede ser aceptado como un precursor de los anuros (PIVETEAU, 1937; HECHT, 1962; ESTES y REIG, 1973), el origen del orden debió ocurrir en el Triásico medio o superior, en algún momento entre los casi 40 millones de años comprendidos entre Triadobatrachus y Vieraella. Los anuros tienen pues muy aproximadamente la misma edad que los mamíferos. Si quiere explicarse la distribución relictiva actual de los ascáfidos en términos de deriva continental, hay que suponer además que el origen de la familia se remonta más probablemente al Triásico medio que al superior, pues en esta última época se produce la diferenciación básica, y muy importante para la biogeografía de los anuros, de Laurasia y Gondwana (ver por ej. POMEROL, 1975).

Los discoglósidos, que se aceptan como la familia más primitiva después de los Ascaphidae, constituyen de forma muy clara en su distribución geográfica un grupo exclusivamente laurásico, ligado además en su historia basal al componente no tropical del supercontinente (SAVAGE, 1973).

La presencia de un discoglósido claramente de la tribu Discoglossinii ya en el Jurásico superior (Eodiscoglossus), es evidencia de peso no sólo para suponer un origen familiar mucho más antiguo, sino para datar también la diferenciación en subfamilias con anterioridad. Las áreas de origen dentro de Laurasia de estos grupos son actualmente desconocidas, no ofreciendo el registro fósil información alguna hasta el fin del Cretácico.

.2- Patrones biogeográficos del Mesozoico terminal y Terciario.

a- Norteamérica.

Como hemos indicado en la sección 3-, en el Cretácico terminal y Paleoceno norteamericanos parecen estar representados todos los grupos supragenéricos: Scotiophryne (Bombininae), y dos formas aún inéditas y en estudio por R. ESTES, un "Alytes-like" y un Discoglossinii (R. ESTES, com. personal; del último además obs. pers.). Es aún pues prematuro extraer conclusiones sobre los dos últimos. Scotiophryne parece extinguirse en el Paleógeno inferior, aunque los yacimientos estudiados batracológicamente en ese tiempo y zona son aún muy pocos. Ningún discoglósido aparece en las faunas mejor conocidas del Neógeno y Cuaternario americano.

b- Europa.

Las faunas cretácicas europeas son casi totalmente desconocidas, pero la existencia de Eodiscoglossus y el registro paleógeno permiten inferir con confianza la existencia al menos de representantes de la tribu Discoglossinii.

El origen y antigüedad de Alytes es totalmente desconocido. Baleaphryne, que puede considerarse morfológicamente como su precursor, es demasiado reciente como para aportar datos al respecto.

Bombina sólo ha sido reportado en este área desde el Plioceno. Si consideramos a Pelophilus como un bombinino, el primer registro de esta subfamilia se sitúa en la MN 7 (Mioceno medio). Por otra parte, miembros de este grupo deben haber tenido una antigüedad mucho mayor en Asia, por lo que debe suponerseles como inmigrantes. La datación de esta migración puede corresponder aproximadamente al Oligoceno superior o posterior, por ser ligeramente antes del límite Oligo-mioceno cuando desaparece el mar de los Urales (POMEROL, 1973). Este grupo es pues un componente muy reciente de la fauna europea.

Durante el Neógeno, la historia de los discoglósidos de la tribu Discoglossini está mejor documentada, presentando este grupo un registro fósil lo suficientemente numeroso como para entrever una regionalización. A pesar de ello, ni el registro es lo suficientemente completo ni las vicisitudes paleogeográficas tan claras como para alcanzar el detalle apetecido. Con todo, deben comentarse algunos aspectos.

La distribución en el tiempo del género Latonia muestra una acusada desigualdad en su persistencia entre la Península Ibérica, las islas tirrénicas, Europa central y Grecia. Mientras que el género habita la Península Ibérica desde la base del Neógeno hasta el fin del Vallesiense (MN 10), parece desaparecer desde entonces. Este último dato, como todos los de índole negativa, debe tomarse con las oportunas reservas, pero podemos atribuirle bastante significación visto el número de restos, localidades y condiciones tafocenóticas examinadas en el Turoliense español (ver capítulo III).

En las islas tirrénicas en cambio, Latonia no parece haber habitado nunca, pues ya desde el Aquitaniense los discoglósidos presentes corresponden a la línea de la especie ac-

tual, y el área no ha tenido conexión con el continente probablemente hasta el Neógeno terminal.

Latonia persiste en Grecia durante el Turoliense y Plioceno, al igual que en Europa Central y del Norte, donde llega hasta la base del Pleistoceno.

Las líneas de las especies actuales de Discoglossus parecen remontarse hasta la misma base del Neógeno, constatado por medio de fósiles en Discoglossus sardus, en el caso de que nuestra interpretación de la fauna de Oschiri y de la mayor primitividad morfológica de D. pictus sea correcta. Existe sin embargo una interpretación alternativa, que se basaría en suponer que la forma de Oschiri representa un antepasado común para D. pictus y D. sardus, y que esa línea se diferencia en condiciones endémicas en la isla, desde donde invadió el área continental en la primera conexión con tierra firme (Mesiniense). Esta interpretación alternativa nos parece menos probable que la aceptada, pues además de los argumentos morfológicos expuestos (sección 4.3-), existen formas en el Mioceno ruso (ESTES y DAREVSKI, en prensa; obs. personal) que pueden ser atribuidas perfectamente al grupo del viviente D. pictus, y que corresponden además a una época en la que la línea Oschiri-Discoglossus actuales debiera estar aislada en la isla (DE BRUIJN y RUMKE, 1974).

c- Africa.

El primer yacimiento africano con discoglósidos es Beni-Mellal (Marruecos, MN 7; HECHT, HOFFSTETTER y VERGNAUD-GRAZZINI, 1961; VERGNAUD-GRAZZINI, 1966), no habiéndose reportado con anterioridad miembro alguno de esta familia. Como ya hemos visto, el discoglósido de Beni-Mellal no corresponde a la especie Discoglossus pictus, y es dudoso incluso que se trate de un miembro de ese género, pues presenta mayor similitud con los pequeños Latonia del Vallesense español. El material es en todo caso excesivamente escaso como para dilucidar su status taxonómico con confianza. El bloque de la fauna batracoló

gica de este yacimiento es nétamente africano (Pipidae, Ptychadena, Bufo cf. regularis) (VERGNAUD-GRAZZINI, op. cit.) y totalmente distinta a la coetánea europea. La presencia de este discoglósido extinto debe pues tomarse con la mayor reserva.

Excluyendo Beni-Mellal, el primer resto de discoglósido africano que conozcamos proviene del Plioceno terminal de Túnez (en estudio por J. VAN COUVERING, Boulder, U.S.A.; observación personal). La llegada de esta forma (esta vez un verdadero Discoglossus), cercana al actual, debe pues suponerse anterior al Pleistoceno, quizás en el Mioceno terminal via Sicilia. Esta última interpretación no puede probarse de momento en ausencia de datos paleogeográficos precisos y mayor número de fósiles. Recordemos al respecto que D. pictus habita actualmente Sicilia y Malta, y que ha sido encontrado como fósil en el Pleistoceno de esta última isla (sección 4.5). Por otra parte, restos de Discoglossus, que bien pudieran ser antecesores de D. nigriventer, se han reportado en el Pleistoceno inferior de Israel (HAAS, 1968).

Las conexiones que permitan intercambio batracológico entre Europa y Africa no se conocen actualmente con exactitud, y los yacimientos africanos estudiados al respecto muy pocos, por lo que habrá que esperar a estos datos imprescindibles antes de aventurar modelos biogeográficos explicativos. Con todo, parece que al menos en parte el fenómeno de la colonización norteafricana por los discoglósidos que allí perviven debe considerarse como prepleistocénico. La época de tránsito es posible que no fuera única, pues al menos para la Península Ibérica se ha podido probar un intercambio batracológico en el Pleistoceno medio/inferior (ver capítulo IX), con la presencia de claros inmigrantes africanos, por lo que bien pudiera haberse dado a la vez una emigración de discoglósidos.

En resumen, la colonización por los discoglósidos del norte de Africa parece corresponder a varias etapas, y al menos, una en el Burdigaliense (que explique la presencia de La-

tonia en Beni-Mellal***), otra prepleistocena (¿en el Mesinien se?), y quizás aún otra en el Pleistoceno medio/inferior por la Península Ibérica.

d- Asia.

La historia de los discoglósidos es paleontológicamente casi desconocida en Asia. Con todo, la presencia del relicto y especializado Barbourula busuangensis en Filipinas permite inferir la presencia de esta subfamilia en el área desde tiempos muy antiguos. El género Bombina muestra una distribución disruptiva, con dos especies europeas y dos en las costas pacíficas de Asia.

El patrón biogeográfico de los Bombininae, además con formas fósiles en el Cretácico terminal y paleógeno inferior de Norteamérica, paraleliza estrechamente el de la familia Cryptobranchidae de salamandras.

3- Orígenes y biogeografía de los discoglósidos ibéricos actuales.

La fauna ibérica actual está compuesta en lo que concierne a la familia Discoglossidae por tres especies: Discoglossus pictus, Alytes obstetricans y Alytes cisternasii (SALVADOR, 1974).

Discoglossus.

La presencia de miembros de este género, cercanos a la especie actual, está documentada desde el yacimiento pliocénico de El Arquillo II (sección 5.4-), aunque por analogía con

*** Suponiendo que nuestra interpretación del fósil en cuestión sea correcta. Si es así, la época de tránsito no pudo anteceder a la base del Mioceno u Oligoceno terminal, que es cuando aparece el género, ni ser posterior a la MN 7.

D. sardus es posible que su origen sea notablemente anterior. Su presencia pues en la Península puede suponerse continua al menos desde el Plioceno.

Esta especie parece haber presentado en el Pleistoceno una regionalización de su área de distribución, pues mientras aparece en el Pleistoceno medio de la Meseta central (sección 6.2-) y presumiblemente perduró en el sector meridional hasta nuestros días, no aparece en cambio en las faunas wurmienses cantábricas (capítulo XII) ni en el Pleistoceno medio de Burgos (secc. 6.1-).

La ausencia de esta especie en la cornisa cantábrica durante el Pleistoceno superior debe aceptarse con confianza a pesar de ser un dato de índole negativa. En ese área y tiempo han sido examinados gran número de yacimientos y niveles, con faunas que en su mayoría proceden de egagrópilas de estrigiformes y que carecen de la especie en cuestión. Por el contrario, las prospecciones de egagrópilas actuales en Galicia y Asturias muestran que siempre que hay anfibios, D. pictus constituye como mínimo el 50 % de su número mínimo. La distribución de la especie aumenta hoy día en la región cantábrica de W a E, no habiendo alcanzado aún el País Vasco. De la misma forma, al parecer aumenta su distribución en sentido S a N por la costa mediterránea, habiendo pasado ya a Francia (KNOEPFLER, 1961). Ambas expansiones deben considerarse como claramente holocenas.

Alytes.

Alytes obstetricans se conoce desde el Pleistoceno medio (sección 6.1), aunque probablemente su origen sea mucho más antiguo, incluso paleógeno.

Su distribución parece haberse mantenido similar a la actual al menos durante el Pleistoceno superior (capítulo XII)*

* Un nuevo yacimiento del Pleistoceno medio de Sierra Nevada, cuyo estudio nos ha encargado el Dr. RUIZ BUSTOS, parece presentar asimismo restos de Alytes.

Alytes cisternasii, que constituye en la actualidad un endemismo ibérico, no ha sido encontrado nunca en estado fósil.

Las islas Baleares carecen actualmente de miembros de esta familia. Como ya hemos indicado (sección 6.4), el Pleistoceno de Mallorca presenta un curioso discoglósido endémico al que hemos denominado Baleaphryne. Esta forma perdura prácticamente hasta el Holoceno, y las causas de su extinción no han podido explicarse.

ADDENDA.

Con posterioridad a la finalización de este trabajo, hemos recibido un interesante artículo del Dr. Ž. ŠPINAR (1976 c), donde se reivindica el género Opisthocoelellus Kuhn, 1941, como miembro de los discoglósidos, y donde se describe una nueva especie de este género (O. hessi).

Nos mostramos de acuerdo con este autor en su sugerencia de que quizás Opisthocoelellus represente también a Prodisco-glossus Friant, 1944. Sin embargo disentimos de su consideración como género distinto de Discoglossus, por no existir argumentos anatómicos consistentes.

ŠPINAR (op. cit.) indica que las diferencias entre Opisthocoelellus y Discoglossus se basan en que el segundo es más pequeño, cabeza más corta, urostilo esbelto de igual anchura en toda su longitud, y diferente en anchura y forma de las diapófisis sacras*.

El mencionado carácter urostilar se basa en esencia a nuestros ojos en la presencia de láminas laterales longitudinales, de aparición y desarrollo muy variables en todo este grupo de formas según hemos visto anteriormente. La anchura y forma de las diapófisis sacras está claramente comprendida dentro de la variación normal del viviente Discoglossus pictus. Respecto a la proporción craneal más corta, dada la forma de conservación articulada del ejemplar en cuestión, es dudosa, y en ningún caso justificaría por sí mismo una separación genérica, ni siquiera en unión a un tamaño menor.

Por otra parte, ŠPINAR (1976c) no discute con detalle las relaciones de esta forma con Discoglossus troschelii, de la misma edad, y aparentemente muy similar.

* El sacro y urostilo dibujado como perteneciente a Discoglossus sardus es claramente patológico, con individualización de la primera vértebra postsacra.

Esta nueva especie (O. hessi) presenta media docena de tubérculos ornamentales en el frontoparietal. Este comienzo muy incipiente de ornamentación, unido a su mayor talla (con respecto a D. pictus), constituyen a nuestros ojos un indicio valiosísimo, que unido a los razonamientos ya establecidos en este capítulo, reafirman nuestra opinión de considerar al género Latonia como directamente descendiente de este grupo paleógeno (y ageniense) de formas. De hecho, entre el nuevo Opisthocoelellus y la especie (s) de Latonia del Mioceno inferior (obs. inéditas)* existe una continuidad morfológica total en cuanto a ornamentación y desarrollo del frontoparietal.

Por todo ello, la filogenia y taxonomía propuesta no sólo no es preciso modificarla, sino que quedan además reforzadas por nuevos datos antes desconocidos. En nuestra opinión el status taxonómico adecuado para estas formas debe ser el subgenérico, y como tal se representará en los cuadros faunísticos del capítulo XIII.

* Material francés (Laugnac y Vieux-Collonges).

CAPITULO V.

FAMILIA PALAEOBATRACHIDAE.

La familia Palaeobatrachidae Cope, 1865, constituye ciertamente un taxón válido, agrupando a un conjunto muy homogéneo de formas claramente diferenciables de cualquier otro grupo del terciario europeo.

Los trabajos clásicos sobre esta familia (ver referencias en ŠPINAR, 1972) culminan con la importante monografía de WOLTERSTORFF (1886-87). Sigue ya a mediados de este siglo un periodo de poco avance, llegándose a dudar en ocasiones de este grupo como entidad natural homogénea (HECHT y HOFFSTETTER, 1962; HECHT, 1963). En tiempos más recientes se ha producido un gran avance del conocimiento de la familia, especialmente a través de las investigaciones de ŠPINAR (1966, 1972, 1973, 1975 b, 1976 a y b), basadas esencialmente en esqueletos articulados del terciario checoslovaco. VERGNAUD-GRAZZINI y MLYNARSKI (1969) y VERGNAUD-GRAZZINI y HOFFSTETTER (1972), caracterizan la familia a partir de restos desarticulados.

El origen de los paleobatrácidos es antiguo, pues formas pertenecientes a esta familia, o precursores inmediatos de la misma, han sido descritos en el Jurásico terminal de Santa María de Meyá (Lérida; SEIFFERT, 1972). Este animal, Neusibatrachus wilferti, es considerado por ESTES y REIG (1973) y ŠPINAR (1975 b) como precursor de los paleobatrácidos terciarios. Esta familia debe considerarse como laurásica, al haber sido encontrada en el Cretácico superior norteamericano (revisión en ESTES y REIG, 1973; además comunicación personal de R. Estes y observación personal sobre nuevos restos), y como indican estos autores (ESTES y REIG, op. cit.) probablemente constituyan el equivalente ecológico de los Pipidae gondwánicos, bien conocidos estos últimos a través de los trabajos de NEVO (1968), ESTES (1975 b) y ESTES, ŠPINAR y NEVO (ms., obs.pers. y com pers. R. Estes).

La presencia en Europa de los paleobatrácidos, al contrario que en Norteamérica, es constante a lo largo del terciario. En Francia se han señalado hasta el yacimiento de Sansan (MN 6; MEIN, 1975), no reapareciendo posteriormente (VERGNAUD-GRAZ

ZINI y HOFFSTETTER, 1972). Persisten en cambio en Europa nor-oriental y central durante el Plioceno y hasta el Pleistoceno basal (MLYNARSKI, 1960, 1961 y 1962; VERGNAUD-GRAZZINI y MLYNARSKI, 1969; FEJÉRVÁRY, 1917), aunque adquieren su mejor representación en el Paleógeno y Mioceno inferior de centro-europa (ŠPINAR, 1972, 1973).

Respecto a la taxonomía de esta familia, se aceptan hoy día los siguientes géneros: Neusibatrachus, Palaeobatrachus, Pelobatinopsis y Pliobatrachus.

ŠPINAR (1975 b) revisa el holotipo de Neusibatrachus wilferti, del Jurásico terminal leridano (SEIFFERT, 1972), considerándolo un paleobatrácido. En ese mismo artículo (ŠPINAR, op. cit.), describe una nueva especie del género, N. estesi, basándose en una escápula desarticulada del Mioceno de Devínska Nová Ves (MN 6, Checoslovaquia). Como hemos indicado en el capítulo anterior, somos de la opinión de que esta especie se basa en un ejemplar de Latonia (Discoglossidae), que por rotura desde la base de la pars glenoidalis se asemeja a la peculiar morfología de Neusibatrachus. No es pues necesario suponer la persistencia de representantes del género desde el Jurásico hasta el Mioceno medio.

Montsechobatrachus gaudryi (Vidal, 1902), también de Santa María de Meyá, fué atribuido inicialmente a la familia Palaeobatrachidae (VIDAL, 1902), aunque posteriormente se le asignó una familia propia (ver resumen en KUHN, 1960). Como ya indican HECHT (1962) y ESTES y REIG (1973), en lo que estamos de acuerdo por lo que puede observarse mediante el estudio de un molde, cualquier discusión sobre esta especie, conocida sólo por un ejemplar de pésima conservación, será prácticamente inútil mientras no se hallen nuevos restos.

Los géneros Palaeobatrachus y Pelobatinopsis están ampliamente representados en el espacio y en el tiempo (Paleoceno-Mioceno medio europeo), tienen gran cantidad de sinónimos, y

su sistemática interna ha sido clarificada en gran parte por ŠPINAR (1972, 1973 y 1976 a), quien les ha asignado categoría de subfamilia en su último trabajo.

Pliobatrachus, con una única especie P. langhae, pertenece claramente a esta familia, y no a los bufónidos donde se le situó inicialmente (FEJÉRVÁRY, 1917, 1921), según han podido demostrar VERGNAUD-GRAZZINI y MLYNARSKI (1969). Cabe resaltar, como señalan estos últimos autores, que tal vez Pliobatrachus sólo constituya una sinonimia de Palaeobatrachus, cuestión que no puede ser dilucidada mientras no se establezca la correspondencia entre las formas definidas bi y tridimensionalmente (ver capítulo II).

Los restos de la familia están claramente asociados a condiciones tafocenóticas lacustres, en apoyo a la deducción de su habitat acuático casi total (como los pípidos) inferido de su morfología (VERGNAUD-GRAZZINI y HOFFSTETTER, 1972; ŠPINAR, 1972; ESTES y REIG, 1973).

No se han hallado paleobatrácidos en ningún yacimiento del Neógeno o Cuaternario español, a pesar de existir buen número de ellos con otros anuros y que presentan las condiciones idóneas de conservación para esta familia. Al parecer, y como discutiremos en el capítulo XIII de forma más amplia, los ránidos suplantaron en estas épocas a los paleobatrácidos en la península Ibérica.

Al objeto de familiarizarnos con la muy particular osteología de esta familia, y evitar así que pasaran desapercibidos en las labores de separación de los anfibios de los huesos diversos en los concentrados del lavado, hemos estudiado una muestra muy numerosa de Palaeobatrachus del yacimiento de Hoogbutsel (Oligoceno medio belga), consistente en elementos desarticulados de casi todas las regiones y etapas ontogénicas. Utilizando muestras diferentes a la nuestra, del mismo yacimiento, HECHT y HOFFSTETTER (1962) publicaron un estudio preliminar de su herpetofauna, ya comentado en el capítulo IV

(ver también el IX). VERGNAUD-GRAZZINI y HOFFSTETTER (1972) afirman que la descripción y evaluación definitiva de esta fauna aparecerá en plazo breve, confirmada por Hecht, Hoffstetter y Vergnaud-Grazzini. Por ello, no nos parece aconsejable, pues constituiría una falta de ética, el incluir aquí descripción alguna.

CAPITULO VI.

FAMILIA PELOBATIDAE.

1- INTRODUCCIÓN.

Los pelobátidos han sido tradicionalmente considerados, aún desde sistemas taxonómicos muy diferentes (por ej. NOBLE, 1931, y LYNCH, 1973), como un grupo intermedio entre los anuros más primitivos (ascafoides y pipoides) y las restantes familias "avanzadas". Este grupo posee un registro fósil relativamente abundante, y ha sido objeto de varios estudios recientes muy detallados (ESTES, 1970a; SPINAR, 1972), por lo que no nos es necesario establecer aquí numerosos datos de infraestructura anatómica como requisito previo a la interpretación de los nuevos restos.

A pesar de todo, estamos lejos de contar actualmente con un esquema claro de la historia filogenética y biogeográfica de estos animales. Muchos de los problemas de esa índole sólo pueden resolverse mediante el análisis de faunas de edad paleógena y aún mesozoica, por lo que no nos será posible contribuir a su resolución con los nuevos yacimientos neógenos y cuaternarios que describiremos. Estos últimos son en cambio de innegable interés en cuanto a la delimitación del origen de la fauna europea actual.

Diagnosis familiar.

La diagnosis que adoptaremos, como otras en este trabajo, está extraída de LYNCH (1973), con algunas modificaciones (indicadas en la lista con *), y reducida exclusivamente a los rasgos susceptibles de observación en el registro fósil. Esta diagnosis es como sigue:

- 1- Ocho vértebras presacras.
- 2- Atlas libre con respecto a V_2 , salvo como anomalía.
- 3- Sacro generalmente fusionado al urostilo en pelobatinos, libre en la mayoría de las restantes formas.
- 4- Vértebras procélicas en pelobatinos, notocordio persistente en megophryninos. Discos intervertebrales libres en subadultos.
- 5- Relación intercotilar del atlas tipo II.

- 6- Diapófisis sacras muy ensanchadas de gran superficie.
- 7- Urostilos generalmente con rudimentos de procesos transversos, que pueden unirse a las diapófisis sacras mediante sincondrosis.
- 8- Sin costillas en adultos o subadultos, a excepción de Eopelobates (juveniles). (*).
- 9- Procesos transversos de las vértebras presacras posteriores muy cortos, a excepción de Megophrys.
- 10- Arcos neurales vertebrales imbricados.
- 11- Cintura escapular arcífera.
- 12- Escápula no solapada anteriormente por la clavícula.
- 13- Fórmula falangeal 2-2-3-3 y 2-2-3-4-3.
- 14- Tibial y fibular no fusionados.
- 15- Dos tarsales.
- 16- Maxilar generalmente dentado (*).
- 17- Articulación sacro-urostilar monocondilar.
- 18- Paraesfenoides con alas laterales anchas (*).

2- VARIABILIDAD OSTEOLÓGICA DE Pelobates cultripes.

Como ya hemos indicado, no nos es necesario detallar la osteología comparada de los miembros de esta familia. Muchos de los aspectos anatómicos de interés para este trabajo han sido ya expuestos adecuadamente por ESTES (1970a), donde pueden encontrarse además referencias de estudios neontológicos. Con posterioridad a la revisión citada, son de gran interés los trabajos de ŠPINAR (1972 y 1976a) sobre la anatomía del género Eopelobates.

Con todo, la variación osteológica intra e interpopulacional no se conoce, a partir de series realmente numerosas, en ningún pelobátido. La determinación de esta variabilidad no sólo tiene un interés intrínseco para la especie, y por extensión para otros miembros del género, sino que nos proporciona además un patrón de evaluación, siquiera lejano, para aquellas formas fósiles con ornamentación craneal y cuyos representantes vivientes carecen de tal estructura (ej. Latonia, ver capítulo IV).

La elección de Pelobates cultripes, al igual que la de

Discoglossus pictus (capítulo IV), no es trivial ni está determinada exclusivamente por la disponibilidad de material. P. cultripes se considera como la especie viviente más primitiva del género (ESTES, 1970a), y es además la de mayor robustez, extremos ambos que como veremos revisten particular importancia en la interpretación del registro fósil.

Materiales y métodos.

El material objeto de este estudio procede de la limpieza de egagrópilas de Lechuza común (Tyto alba), y nos ha sido amablemente proporcionado por el Dr. J.M. REY (Inst. "José de Acosta", C.S.I.C., Madrid). En el capítulo IV se ha discutido y justificado adecuadamente la utilización de este tipo de material en estudios de variabilidad y de comparación con el registro fósil, por lo que su repetición sería sin duda superflua.

Las muestras de estudio seleccionadas provienen de dos poblaciones: Arroyo Malpartida (Cáceres), con un número mínimo de 403 individuos, y Porto Covo (Portugal), con un mínimo de 332 individuos. Este material (desarticulado) se ha completado con el estudio de 22 individuos articulados de la primera localidad.

Las notas que siguen son de aplicación directa a problemas tratados en este trabajo, y no se pretende realizar un estudio osteológico exhaustivo. Como también se ha indicado en el capítulo IV, confiamos en poder desarrollar en el futuro otro tipo de investigaciones a que se presta este material, como selectividad de la predación de Tyto alba, estructura y variación temporal de poblaciones etc., y cuya inclusión aquí excedería claramente los límites de este trabajo.

Descripción de los resultados.

.1- Frontoparietal.

El examen de una muestra de 403 elementos en A. Malpartida

da y de 84 en Porto Covo, nos permite realizar los comentarios siguientes:

a/ Fusión de elementos.

En esta especie los dos frontoparietales se encuentran fusionados entre sí, formando una estructura única, impar y media. Esta condición aparece ya en los individuos más pequeños, y presumiblemente más jóvenes, de ambas muestras (lám. 6.1, fig. 1), aunque en ocasiones se pueden apreciar líneas de sutura poco marcadas en el sector anterior de la cara interna (lám. 6.1, fig. 3), y aún la presencia de una escotadura alargada (lám. 6.1, fig. 6 y 7). En el sector posterior, y de forma constante, la fusión es perfecta.

b/ Patrón de ornamentación.

El carácter más llamativo de estos elementos es su ornamentación dorsal. En los ejemplares típicos (adultos), esta ornamentación se basa en tubérculos relativamente grandes, generalmente aislados, o a lo sumo débilmente unidos por sus zonas basales en hileras cortas. Este patrón de ornamentación, que es constante para el género y que aparece además en otros anuros (ej. Latonia, Discoglossidae), es diferencial con respecto a otros pelobátidos fósiles.

c/ Desarrollo de la ornamentación.

El patrón descrito, constante para los adultos, se desarrolla paulatinamente desde las etapas más tempranas post-metamórficas. Hemos distinguido al respecto tres estadios morfológicos, que creemos reflejan diferencias de edad. En el primer estadio (edad 1), los frontoparietales carecen de ornamentación, y a lo sumo se aprecian pequeñas irregularidades (no tuberculares) en la superficie dorsal, especialmente en las zonas laterales cerca del borde orbitario.

Un segundo estadio (edad 2) comprende las fases desde que es perceptible la primera ornamentación tubercular hasta que

toda la superficie queda cubierta por estos tubérculos, momento este último en que los ejemplares se consideran ya del tercer estadio (edad 3, adultos). Al igual que en la edad 1, el estadio 2 suele presentar los primeros tubérculos en las zonas laterales y posteriores, siendo los sectores medial y anterior los últimos en cubrirse. Existen algunos casos en que la distinción entre los estadios 2 y 3 no puede realizarse sin cierto subjetivismo, pues aunque aparecen elementos con tubérculos en toda la superficie, no llegan sin embargo a la "densidad" normal de recubrimiento. Dentro del tercer estadio, los elementos se hacen cada vez más gruesos y los tubérculos correspondientemente mayores.

d/ Margo anterior.

El borde anterior del frontoparietal es muy variable, existiendo casos en que el sector medio se desarrolla en forma de lengüeta (lám. 6.1, fig. 8, 9, 10 y 14), mientras que en otros este sector se mantiene al mismo nivel que el resto. Entre ambas situaciones existe una variación continua no tipificable. En correspondencia a esta variación, el recubrimiento por el frontoparietal del techo dorsal osificado del esfenetmoides es muy variable, aunque en todos los casos, y según se infiere del frontoparietal, una parte mayor o menor del esfenetmoides permanece sin cobertura dorsal ósea.

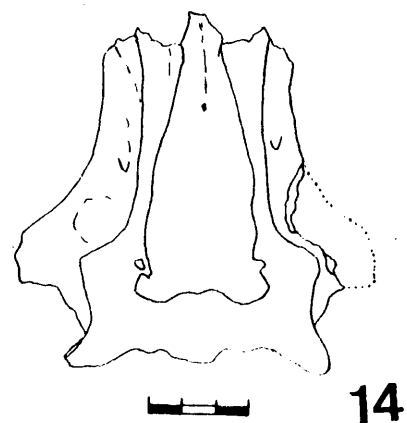
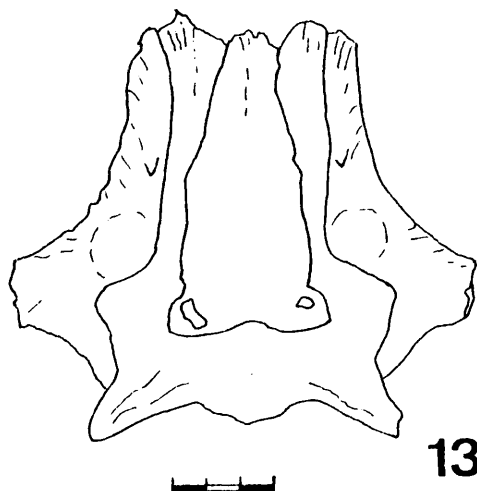
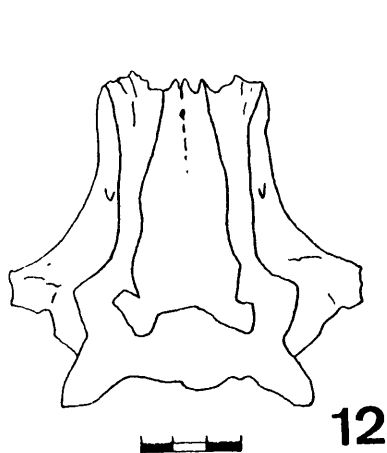
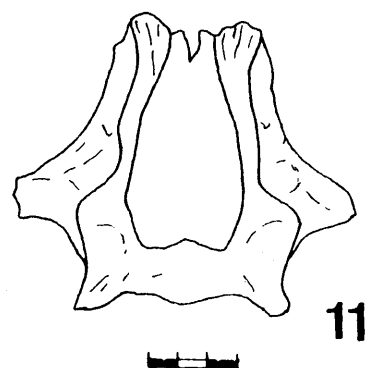
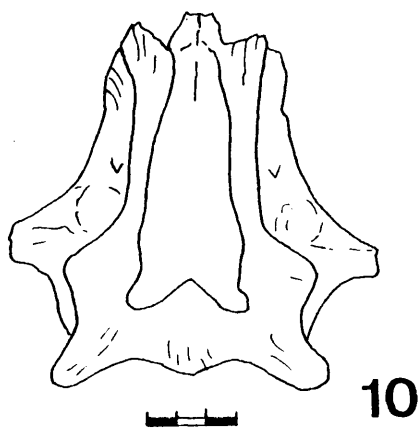
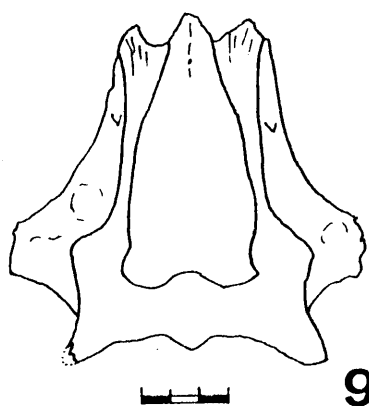
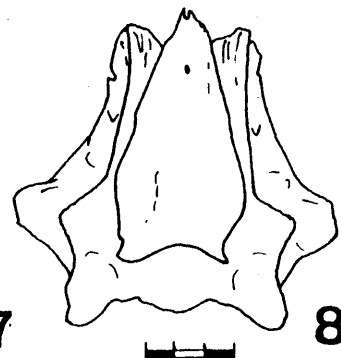
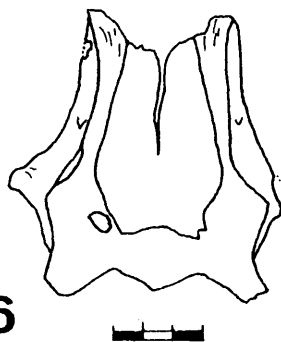
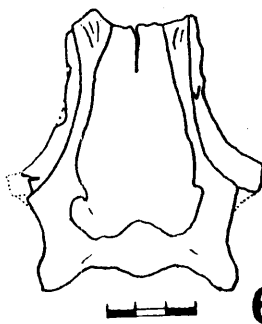
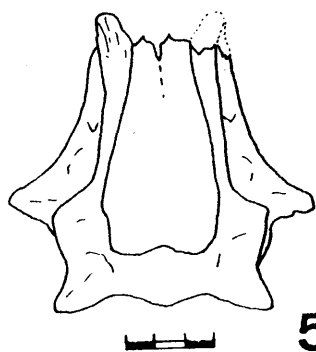
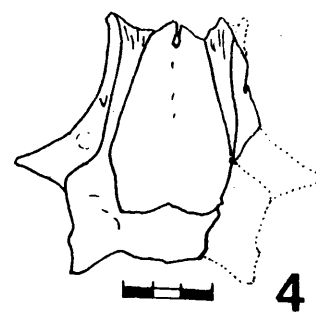
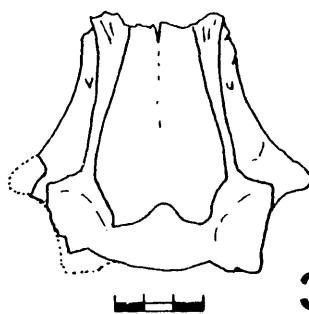
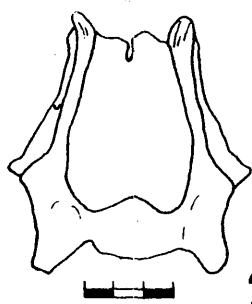
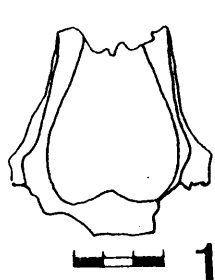
e/ Patrón endocraneal.

ŠPINAR (1976 a) llama la atención sobre la posible utilidad taxonómica de esta estructura, y ofrece la anatomía comparada de la misma en varias familias de anuros. Este "patrón endocraneal", en la cara ventral del frontoparietal, está producido al acoplarse el hueso al volumen encefálico y de los sacos endolinfáticos acompañantes. Estos últimos, muy desarrollados en los anuros y en especial en pelobátidos, son según el citado investigador los causantes del diseño no escindido de esta última familia.

La figura central de Pelobates cultripes, como la de to-

LÁMINA 6.1-

Todas las figuras: Frontoparietales de Pelobates cul-
tripes de la población de Arroyo
Malpartida (Cáceres). Norma ventral.



dos los pelobátidos y Pelodytes, es continua y no está dividida en un sector anterior y uno posterior independientes, situación esta última que es la norma general para otros anuros (ŠPINAR, 1976a; ver también capítulo IV). El examen de variación realizado, del que es una muestra la lámina 6.1 completa, nos hace disenter de la opinión de ŠPINAR (1976a :289), quien afirma que "It has proved possible to differentiate between the patterns of recent species of the genus Pelobates despite their generally similar and characteristic shape". Es posible diferenciar, con cierta dificultad, las especies vivientes del género en base al frontoparietal completo, pero no sólo con el examen del patrón endocraneal.

Los individuos más jóvenes de la muestra presentan un diseño suavemente lanceolado (lám. 6.1, fig. 1) y proporcionalmente muy ancho, que recuerda estrechamente el de Pelodytes (SPINAR, 1976a, lám II, fig 2). Al aumentar el tamaño (lám 6.1) la figura es cada vez más estrecha y sus extremos postero-laterales tienden a diferenciarse. La variación de estos últimos es muy grande, pudiendo aparecer incluso pequeñas áreas independizadas a modo de islas, tanto externas (lám. 6.1, fig. 7 y 14) como internas (lám. 6.1, fig. 13) al diseño básico del patrón.

f/ Medidas:

En la página siguiente se definen las medidas utilizadas y se ofrecen asimismo las proporciones de edades y los valores numéricos (adultos) para cada población.

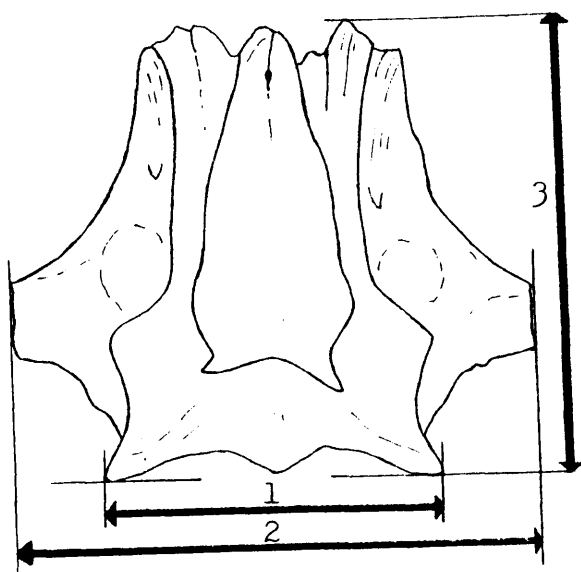
g/ Crecimiento.

Los tres diagramas de dispersión de las páginas siguientes, para la población de A. Malpartida y con diferenciación de edades, nos permiten intuir la existencia de una pauta de crecimiento de tipo alométrico. Este efecto se observa en especial en el primer diagrama (long. máx-anch. máx.), mediante la comparación de las rectas de regresión de las tres edades.

Pelobates cultripes. FRONTOPARIETALES.

Medidas: Se han utilizado 3 medidas para este elemento, definidas en el diagrama adjunto de esta página.

- 1: Anchura I.
2: Anchura máxima.
3: Longitud máxima.

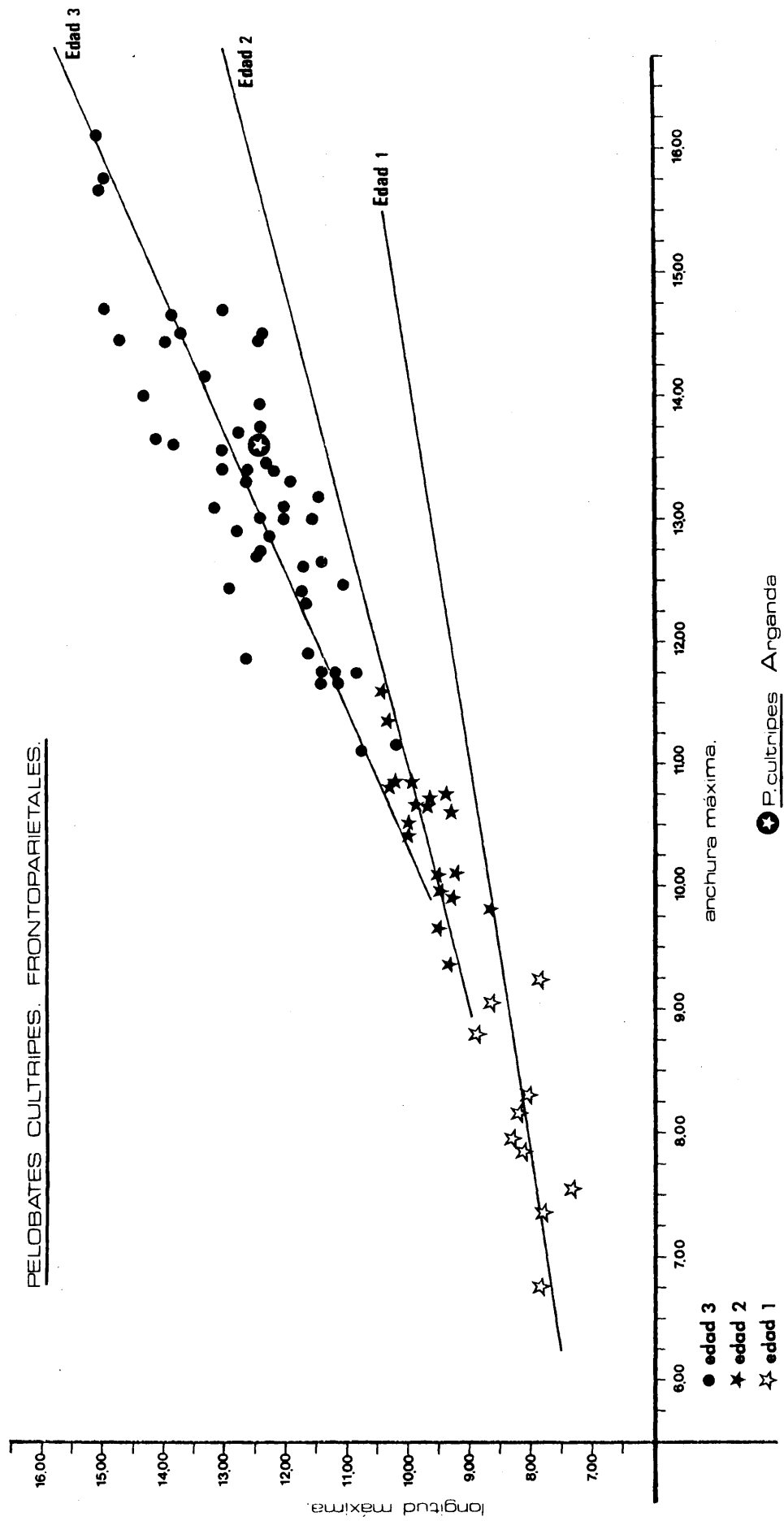


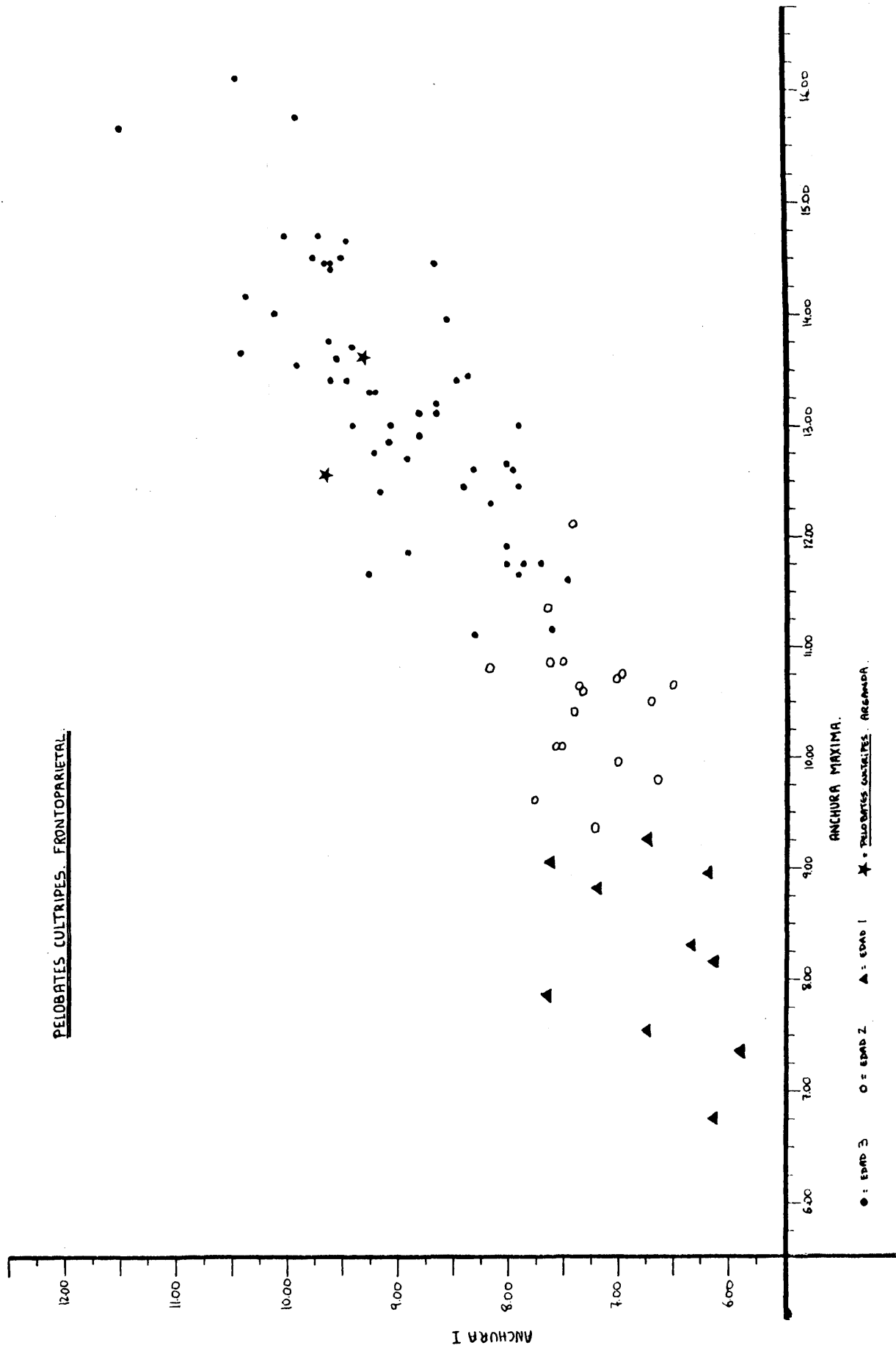
Proporción de edades.

	A. Malpartida	Porto Covo
1 N	58	2
1 %	14.50	2.38
2 N	86	19
2 %	21.50	22.62
3 N	256	63
3 %	64.00	75.00
T	400	84

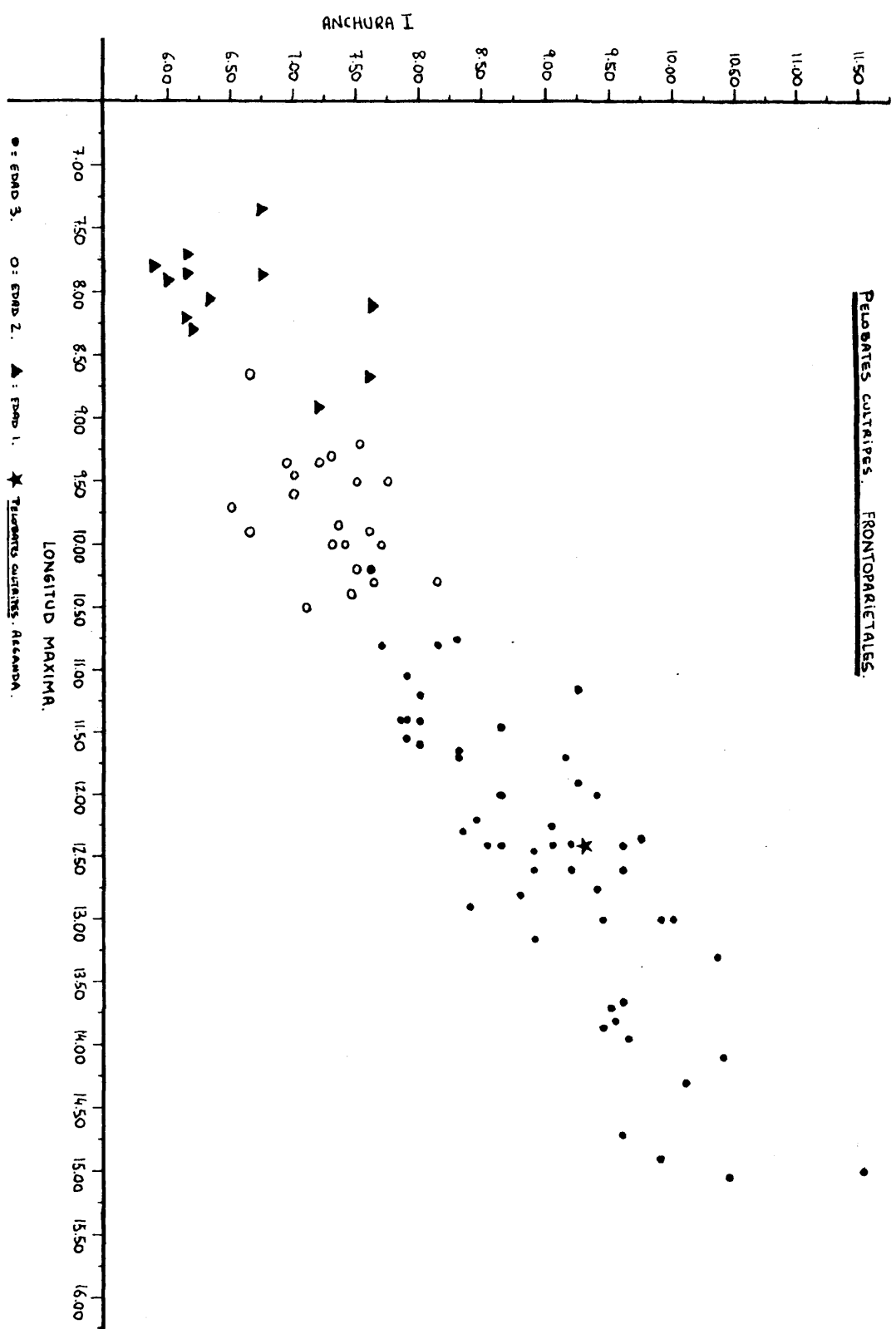
Edad 3-

	Arroyo Malpartida			Porto Covo		
Medidas.	1	2	3	1	2	3
N	53	54	52	39	39	39
\bar{x}	9.02	13.27	12.56	7.09	11.23	10.74
S	0.836	1.171	1.200	0.497	0.794	0.881
V	9.27	8.82	9.56	7.01	7.06	8.20
I _{obs.} mínimo.	7.60	11.10	10.20	6.30	9.85	9.40
I _{obs.} máximo.	11.50	16.10	15.00	8.55	13.05	12.70





PELOBATES CUTAIPES. FRONTOPARIETALES.



Nótese en estos diagramas la existencia de zonas de solape entre los diversos estadios de ornamentación, que fueron asignados a priori.

h/ Arco fronto-escamoso.

El proceso escamosal del frontoparietal está bien desarrollado en todas las edades, aunque tiende a robustecerse, al aumentar la superficie de contacto, en función de la talla creciente. En una muestra de 22 cráneos articulados de A. Malpartida se ha observado constantemente la existencia de contacto entre ambos huesos. Es posible sin embargo, como señala ESTES (1970a), que en algunos individuos muy jóvenes éste no se alcance.

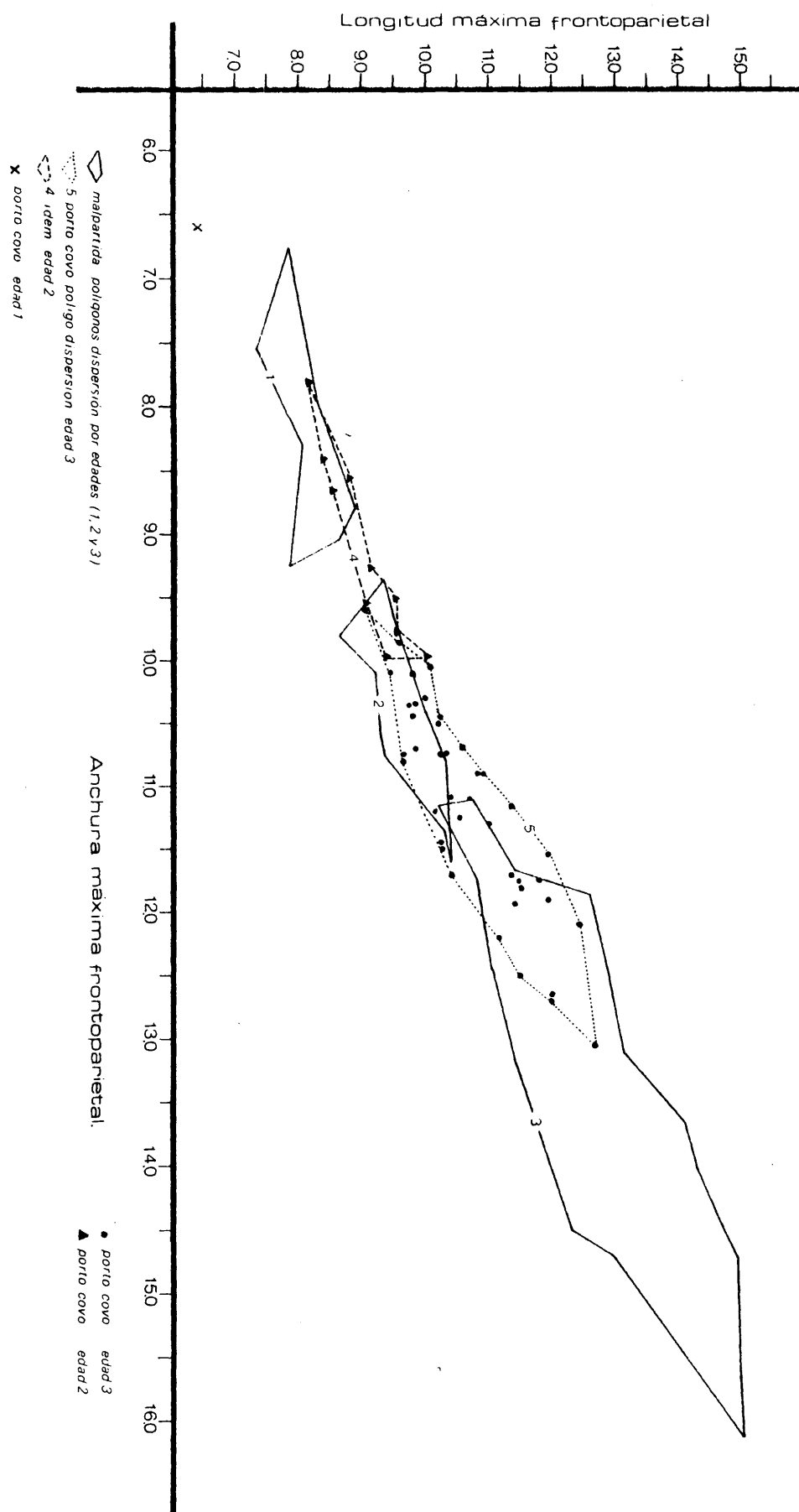
i/ Comparación interpopulacional.

En el plano cualitativo es de destacar la existencia de una densidad de tubérculos apreciablemente mayor, por unidad de superficie de sectores homólogos, en Porto Covo que en A. Malpartida. El sector interorbitario anterior, plano o débilmente convexo en A. Malpartida, es en cambio ligeramente cóncavo en Porto Covo.

La comparación entre ambas poblaciones (adultos) en el plano cuantitativo permite apreciar un mayor tamaño de la muestra de A. Malpartida (tomada al azar), con niveles muy claros de significación **. Este mismo resultado se representa gráficamente en el diagrama de polígonos de dispersión de la página siguiente.

** $t:7.9891$, que para 89 grados de libertad indica una probabilidad menor del 0.1 % de que la diferencia pueda ser atribuida al azar del muestreo.

Pelobates cultripes COMPARACION DE POBLACIONES.



j/ Anomalías.

El único caso anómalo encontrado en estas muestras es una fusión de este elemento al otoccipital izquierdo.

.2- Nasal.

Lámina 6.2, fig. 1 a 7.

En las muestras examinadas, 112 derechos y 106 izquierdos en A. Malpartida y 19 der. y 30 izq. en Porto Covo, se aprecian, aunque menos claramente, los mismos estadios de desarrollo de la ornamentación descritos para el frontoparietal. Las zonas más precoces son los márgenes orbitario y narinal.

Estos elementos son casi planos en las formas más jóvenes, abombándose al aumentar el tamaño absoluto.

Al igual que el frontoparietal, la densidad de tubérculos de la población de Porto Covo es mayor, y los tubérculos proporcionalmente menores que en A. Malpartida.

.3- Esfenotmoides.

A pesar de que este elemento ha sido detalladamente descrito por ESTES (1970a) en pelobátidos desde el punto de vista comparativo y taxonómico, la aparición de un curioso caso anómalo en la población fósil de Arganda nos ha obligado a buscar paralelos en las formas vivientes. A tal efecto se han examinado 150 elementos en A. Malpartida y 53 en Porto Covo. En la primera de estas poblaciones no han aparecido elementos anómalos, mereciendo destacarse únicamente que al aumentar el tamaño se acentúa en la cara dorsal la presencia de una pequeña "meseta", cuyos límites corresponden en parte al contacto final de los nasales (lateralmente) y el frontoparietal (posteriormente).

Esta cara dorsal del hueso, en ambas poblaciones y con sólo una excepción, es lisa y carece de ornamentación. En un caso (Porto Covo), se aprecia sin embargo la existencia en ese

área de media docena de tubérculos ornamentales, caso comparable al del fósil de Arganda y que comentaremos al tratar éste.

La única otra anomalía, también en Porto Covo, consiste en un desarrollo muy rudimentario del proceso lateral izquierdo, con la consiguiente deformación del área articular ventral para el palatino, mientras que el proceso lateral derecho es normal. Esta anomalía, no debida a proceso post mortem alguno, es la primera citada para cualquier anuro en este elemento.

.4- Escamosos.

Lámina 6.2, fig. 12 a 14.

Efectivo de las muestras: A. Malpartida DER: 111

IZQ: 143

Porto Covo DER: 43

IZQ: 43

La forma general de estos huesos, que se mantiene relativamente constante dentro del grado de variación normal de estos elementos del techo craneal (frontoparietal etc), ya ha sido descrita adecuadamente y comparada con otras especies en ESTES (1970a). Cabe reseñar aquí que el desarrollo ornamental y las diferencias descritas en la ornamentación entre ambas poblaciones para frontoparietal y nasal se mantienen igualmente en este elemento.

.5- Maxilares.

Efectivo examinado: A. Malpartida: DER 194; IZQ 175.

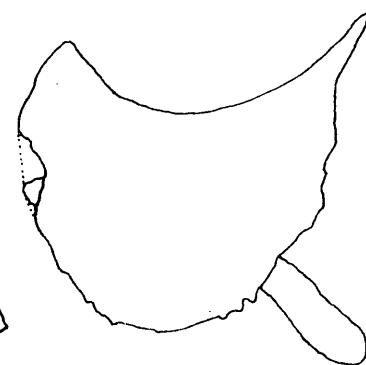
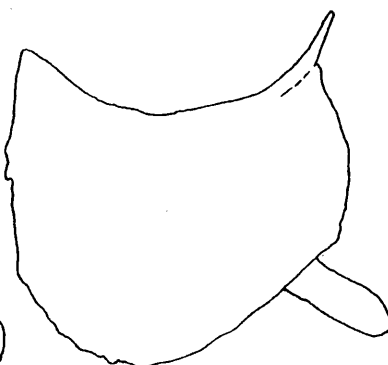
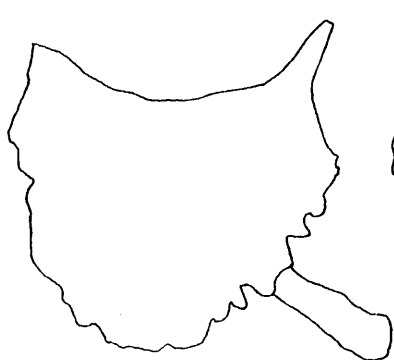
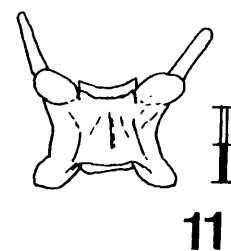
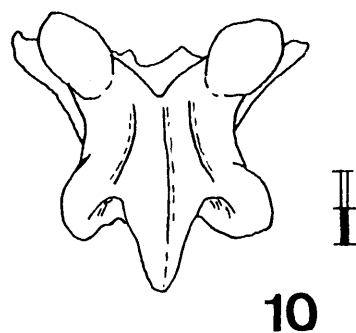
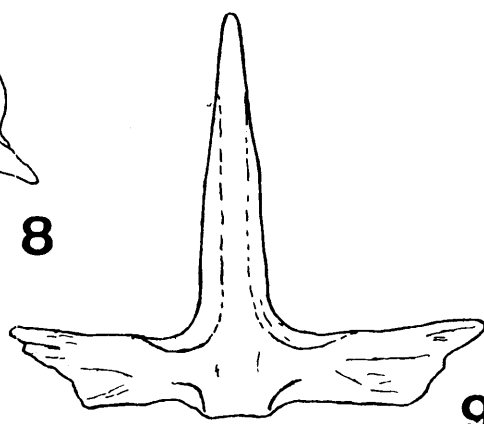
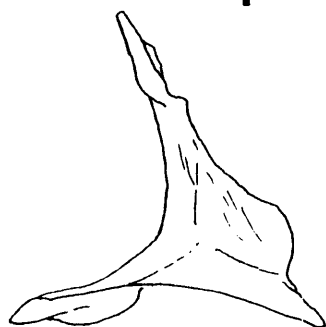
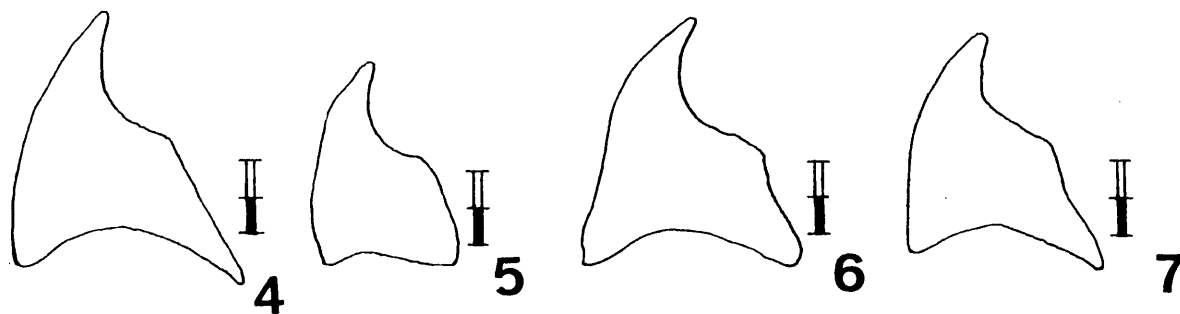
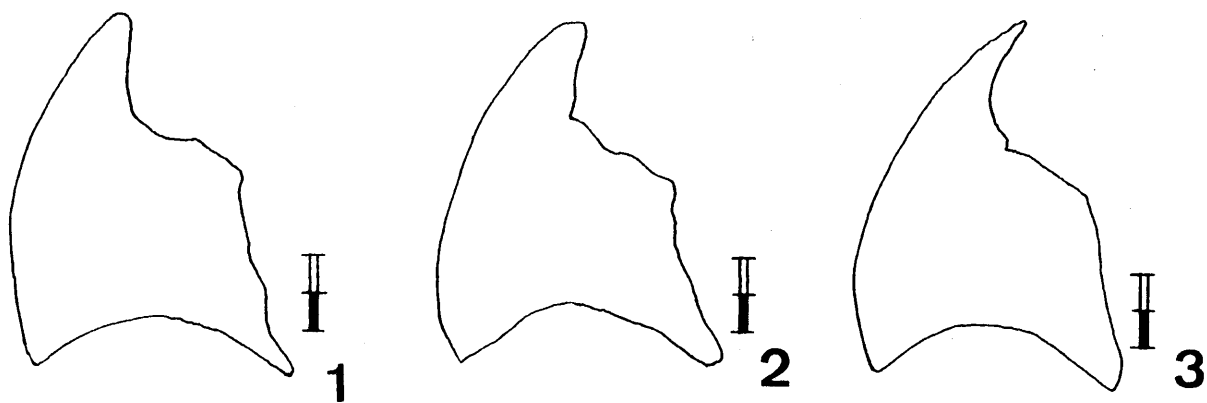
Porto Covo: DER 59; IZQ 61.

La superficie ornamentada de este elemento en P. cultripes, a diferencia de las restantes especies del género, es casi total, aunque el sector más anterior y una pequeña franja ventral permanecen lisas. En los maxilares, la tendencia de los tubérculos a unirse en cortas hileras está acentuada con respecto a los restantes huesos del techo craneal.

Al igual que en otros huesos ya descritos, los tubércu-

LÁMINA 6.2-Pelobates cultripes.

- | | |
|------------------|-----------------------------------------------------------------|
| Figuras 1 a 7- | Nasales derechos. Contornos en norma dorsal. Arroyo Malpartida. |
| Figura 8- | Pterygoide derecho. A. Malpartida. |
| Figura 9- | Paraesfenoides. Norma ventral.
Arroyo Malpartida. |
| Figura 10- | V ₅ . Norma dorsal. A. Malpartida. |
| Figura 11- | V ₇ . Norma dorsal. A. Malpartida. |
| Figuras 12 a 14- | Escamosos derechos. Contornos en norma dorsal. A. Malpartida. |



los de la población de Porto Covo son menores, y su número mayor, que en A. Malpartida.

.6- Premaxilares, paraesfenoides, pterygoideos y otocciptales.

	A. Malpartida	Porto Covo
Premaxilares DER	12	
IZQ	20	
Paraesfenoides	355	97
Otocciptales DER	4	34
IZQ	7	27
Pterygoideos DER	4	40
IZQ	5	24

Estos elementos (lámina 6.2, fig. 8 y 9) son relativamente constantes en ambas poblaciones, no habiéndose encontrado anomalía alguna, a excepción de la ya citada fusión de un otoc cipital izquierdo al frontoparietal.

Ningún otro elemento craneal ha aparecido en estado fósil en nuestras muestras, por lo que no será necesario detallar ningún otro hueso del cráneo de esta especie.

.6- Atlas.

La relación intercotilar es del tipo II de LYNCH (1971). Carecen de cresta ventral y presentan un ápice neurapofisario muy desarrollado.

La muestra de Porto Covo (n: 31) puede distribuirse en tres grupos:

Elementos normales: 18 (58.1 %)

Elementos fusionados a V_2 : 6 (19.3 %).

Libres, con pérdida del cuerpo intervertebral, con lo que se produce una opistocelia aparente: 7 (22.6 %).

Esta última condición puede llevar a error en el análisis del material fósil, pues recuerda estrechamente el tipo de los discoglósidos, aunque existen sin embargo criterios suficientes de separación (ver capítulo IV). En la pequeña población de atlas de Malpartida, y sobre tres elementos, uno presenta ya esta condición.

.7- Otras vértebras presacras.

Aunque es posible reconocer individualmente el número de orden de cada vértebra (V_1 - V_5), hemos preferido basar estas notas en 21 ejemplares articulados de la población de Arroyo Malpartida. Las vértebras anteriores presentan un ápice neurapofisario muy desarrollado, que excede en mucho el nivel distal de las postzigapófisis. A diferencia de otros géneros de la familia, existe una cresta longitudinal paralela a la neurapófisis a cada lado del arco neural (lámina 6.2, fig. 10). Estas crestas se presentan también en las vértebras posteriores, aunque su desarrollo es menor.

El sector posterior de la columna (V_6 - V_8) presenta los procesos transversos dirigidos muy hacia delante, pasando por debajo de las prezigapófisis, y el ápice neurapofisario no sobrepasa el nivel distal de las postzigapófisis.

Especial consideración merece V_5 , en función de su supuesta importancia taxonómica. PASTEUR (1958*) eleva a Pelobates transcausicus Delwig, 1928, a rango genérico (Pseudopelobates) en base a la existencia de fusión atlas- V_2 y a que V_5 tiene los procesos transversos orientados perpendicularmente al eje de la columna, en una muestra de 4 individuos. El pri-

*Citado literalmente por BAŞOĞLU y ZALOĞLU (1964).

mer carácter (fusión V_1-V_2), variable en P. syriacus (BASOGLU y ZALOGU, 1964) en adición a los datos de P. cultripes ya reseñados, no parece merecedor de "peso taxonómico" alguno en este grupo de animales. El segundo carácter, referente a los procesos transversos de V_5 , se ha probado asimismo provisto de una variabilidad extrema en P. cultripes. En las 21 columnas examinadas la condición normal de los procesos transversos es la de orientarse muy hacia delante, y una vez alcanzado, por debajo, el límite de las prezigapófisis, curvarse en sentido perpendicular (lámina 6.2, fig. 10). En dos ocasiones, los procesos transversos de esa vértebra son ya claramente perpendiculares en su mayor parte, en otros dos casos aparece una orientación intermedia, y en una ocasión aparece uno de ellos perpendicular pero no el otro. Esta variabilidad aconseja desechar el uso del carácter en taxonomía, al menos en una diagnosis genérica, por lo que reafirmamos la opinión de BASOGLU y ZALOGU (1964) sobre P. transcaucasicus, considerándolo claramente como un Pelobates, muy afín además a P. syriacus.

.8- Sacro.

Lámina 6.3, fig. 7 a 13.

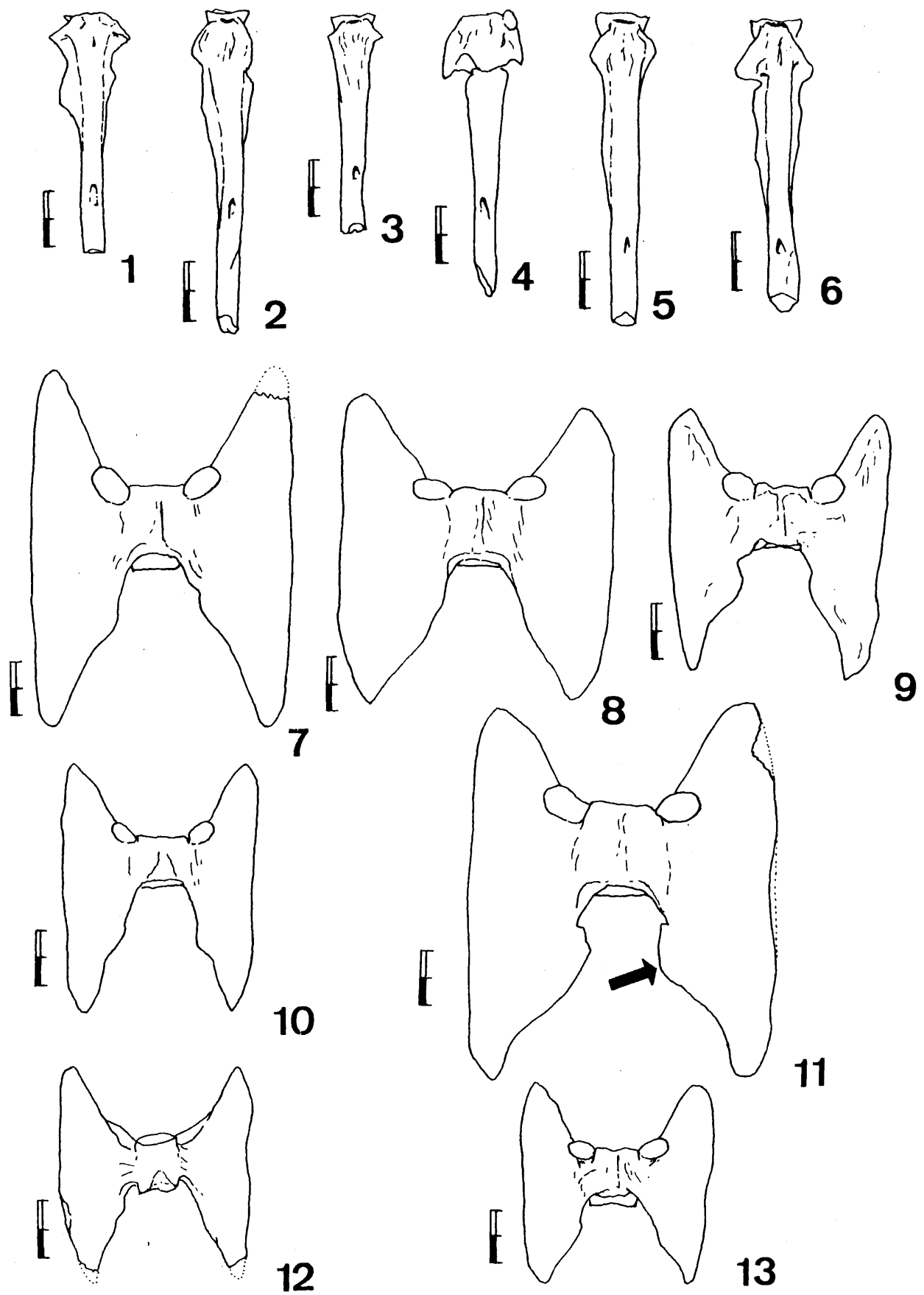
El efectivo de las muestras utilizadas es el siguiente:
A. Malpartida: 377; Porto Covo: 267.

Las alas sacrales son muy anchas, y sólo muy ligeramente más alargadas posterior que anteriormente. Prezigapófisis grandes. Los bordes posteriores internos de las diapófisis presentan un saliente, de desarrollo variable (compárense las distintas figuras de la lámina 6.3, especialmente la 8 con la 11), y que constituye en realidad la estructura complementaria a las potentes crestas laterales longitudinales del urostilo. En las especies en que sacro y urostilo se fusionan, suele aparecer una unión suplementaria entre estas dos láminas..

Ha sido repetidamente afirmado, muy acertadamente, que la condición de fusión entre sacro y urostilo es variable, y que existen individuos que presentan la articulación libre (ZWEI-FEL, 1956; ESTES, 1970a). El examen realizado sobre 644 sa-

LÁMINA 6.3-Pelobates cultripes.

- Figuras 1 a 6- Urostilos. Norma dorsal. Porto
Covo.
- Figuras 7 a 13- Sacros. Norma dorsal, salvo el 12
(ventral). A. Malpartida.



cros nos permite invertir totalmente el planteamiento: En P. cultripes, y al contrario que en los otros miembros del género, la condición normal es la de articulación libre, mientras que los casos anómalos de aparición esporádica son las fusiones. A este respecto, las frecuencias en las dos poblaciones, claramente homologables, son:

		Libres	Fusionados	T
Arroyo Malpartida	N	357	20	377
	%	94.7	5.3	
Porto Covo	N	249	18	267
	%	93.3	6.7	

Los casos de fusión en Porto Covo pueden descomponerse a su vez en varios: En 10 casos la fusión sólo era ventral, en 5 además de ventral existe sincondrosis dorsal, y en 3 la fusión viene acompañada de otras anomalías (2 casos con fusión a V_8 , de los que en uno V_8 sacraliza unilateralmente uno de sus procesos transversos, 1 caso con fractura urostilar consolidada).

La articulación sacro-urostilar es monocondilar, pero la superficie de contacto es más bien plana, algo irregular, y no existe un "cóndilo" verdadero. En las piezas más pequeñas, y presumiblemente más jóvenes (lámina 6.3, fig. 12), al igual que en Pelodytes, puede apreciarse la existencia en norma ventral de una pequeña muesca triangular posterior.

Aparte de las anomalías ya comentadas, cabe reseñar también las siguientes: Rudimentos de postzigapófisis (1 caso en Porto Covo, 2 en Malpartida); 1 proceso transversal con forma de ala, el otro del tipo V_{6-8} (5 casos en Porto Covo, 2 en A. Malpartida). La variabilidad en el tamaño relativo entre ambas diapófisis proporciona además una serie continua desde la condición de simetría hasta una desdualidad perceptible, no siendo esta serie susceptible de tipificación.

.9- Urostilo.

El urostilo de Pelobates cultripes es quizás el elemento óseo de mayor variabilidad entre todos los descritos en este trabajo. Algunos rasgos sin embargo se mantienen constantes en la muestra estudiada (Porto Covo: 40; A. Malpartida: 24), y entre ellos cabe destacar la articulación monocotilar con el sacro y la ausencia de cresta dorsal. El primer carácter, en correspondencia con la condición sacral ya descrita, no se presenta con un verdadero cotilo, sino con una superficie irregular.

El desarrollo de las crestas laterales longitudinales es muy variable, encontrándose individuos en los que son casi inexistentes junto a otros en los que casi contactan con los bordes internos de las diapófisis sacras (lámina 6.3, fig. 1 a 6). Los procesos transversos urostilares, siempre rudimentarios, suelen quedar englobados en estas láminas laterales.

En adición a la fractura consolidada ya mencionada de Porto Covo, se presentan otras anomalías, análogas a las descritas para Discoglossus pictus: Individualización del arco neural de la primera vértebra postsacra, con rudimentos prezigapofisarios (1 caso en Porto Covo); exóstosis lateral del cotilo (1 caso en Porto Covo).

.10- Escápula y coracoides.

El efectivo de las muestras utilizadas es:

	ESCAPULAS		CORACOIDES	
	DER	IZQ	DER	IZQ
Porto Covo	44	45	25	22
A. Malpartida	2	3	2	1

La escápula ha sido ya discutida en su vertiente taxonómica en la familia por ESTES (1970a). En nuestro material se presenta de forma constante con una cresta en el margo ante-

rior. Estas escápulas, al contrario que las propias de Pelodytes y los discoglósidos, son muy alargadas.

Los coracoides son más cortos que los de los discoglósidos, y presentan un ensanchamiento medial con forma de hacha, cuyo contorno se mantiene bastante constante en la muestra.

.11- Ilion.

Las muestras utilizadas han sido:

Porto Covo DER: 306
IZQ: 332

A. Malpartida DER: 192
IZQ: 195

La homogeneidad estructural del ilion en todos los pelobátidos, y al contrario que para la mayoría de las restantes familias, convierte a este elemento en una pieza prácticamente banal en cuanto a su aplicación taxonómica. Todos los pelobátidos poseen ilia con pars descendens moderadamente desarrollada, pars ascendens corta, y carencia de fossa supracetabularis, fossa preacetabularis, crista dorsalis, tuber superius y tuber interiliaco.

Un carácter, hasta ahora inédito, nos permite diferenciar los ilia de Pelobates de los de los restantes miembros de la familia. En este género, y en norma interna, los ilia se unen entre sí por medio de una gran superficie (en el nivel de la pars descendens) que se presenta algo estriada cuyo plano está orientado diferencialmente con respecto al resto (lámina F 7, fig. 3). Esta morfología no debe confundirse con otras especializaciones sinfisarias, como el tuber interiliaco de Discoglossus o la sincondrosis de Barbourula y los paleobatrácidos, pues no comporta aumento alguno de volumen, y la superficie articular aumenta sólo gracias a la orientación del hueso.

Este carácter, especialmente desarrollado en P. cultripes, se ha mostrado invariable en cuanto a su presencia en todos los individuos analizados, aunque es de resaltar que en

los elementos más pequeños el área en cuestión, cuya orientación es ya distinta, sólo presenta estriación de forma muy rudimentaria.

El surco de inflexión, formado dorsalmente en la unión de la pars ascendens con la pars cylindriformis, es muy variable, por lo que no se justifica en absoluto su aplicación taxonómica en este grupo.

Han aparecido también fracturas consolidadas, con callos de restauración muy desarrollados y generalmente con acabalgamiento de fragmentos. Basándose en el tercio afectado, se han distinguido tres tipos: proximal, media y distal. Como los elementos de las muestras se encuentran en ocasiones fragmentados, se ha calculado la frecuencia de aparición sobre el total en que puede observarse la zona en cuestión. Estas frecuencias han sido:

Tipo fractura		PORTO COVO		A. MALPARTIDA	
		DER	IZQ	DER	IZQ
Proximal	n	306	332	192	195
	Fc	4	3	2	2
	%	1.31	0.90	1.04	1.03
Media	n	300	328	185	193
	Fc	10	3	3	4
	%	3.33	0.91	1.62	2.07
Distal	n	274	298	163	169
	Fc	4	7	1	0
	%	1.46	2.35	0.61	0.00
Total	n	306	332	192	195
	Fc	18	13	6	6
	%	5.88	3.92	3.12	3.08

Fc: Fracturas consolidadas.

Estas fracturas, que es lógico suponer producidas por acción mecánica violenta, aparecen con frecuencias muy bajas y relativamente variables en las poblaciones, como puede apreciarse comparando estos resultados con los expuestos para Dis-coglossus pictus en el capítulo IV.

.12- Húmeros.

Los rasgos más notables de este elemento, del que se ha examinado una muestra compuesta por 82 derechos y 75 izquierdos de Porto Covo, son: Cresta paraventral presente, pero poco desarrollada; fossa cubitus ventralis sin delimitación en el sector lateral; diáfisis incurvada, con la consiguiente ubicación asimétrica de la eminentia capitata. Estos huesos son relativamente robustos, con ligera tendencia a especialización "cavadora"**, no presentando desarrollo de los rasgos normales de dimorfismo sexual de otros anuros (crestas distales).

Varios.

El estudio de los yacimientos mediante el método de asociación de elementos, permite en la mayoría de los casos atribuir radio-ulnas, fémures, tibiofíbulas y tibialfibulares a las diferentes formas inequívocamente representadas por otros elementos más significativos. Estos huesos son sin embargo de poco valor diagnóstico en sí mismos, y no permiten la diferenciación entre las diversas especies del género. Esta misma constancia en morfología y proporciones los convierte en cambios en valiosos auxiliares para la determinación del tamaño, tal como hemos indicado en el capítulo IV, pero al no ser necesaria a los fines de interpretación de pelobátidos fósiles una determinación de ese índole, no serán examinados desde ese punto de vista.

**En esta especie la especialización "cavadora" se aprecia con mucha mayor claridad en los elementos del miembro posterior.

3- FORMAS FÓSILES DESCRITAS.

Como hemos indicado en la introducción de este capítulo, los pelobátidos poseen un registro fósil relativamente abundante en relación con otros anuros. ŠPINAR (1972), y especialmente ESTES (1970a), revisan gran parte de las formas conocidas. Aunque estos trabajos son fundamentalmente válidos hoy día, nuevos descubrimientos realizados desde entonces permiten perfilar algunos aspectos y revisar algunas concepciones. En esta sección, junto a un brevísimo resumen del registro fósil (basado en ESTES, 1970a), trataremos en detalle los puntos en que discrepamos de las opiniones establecidas.

Es muy de destacar que el conocimiento que se posee de la historia filogenética de estos animales se basa casi exclusivamente en fósiles articulados y bidimensionales (ver capítulo II), no conociéndose con el suficiente detalle en muchos casos la correspondiente morfología tridimensional de estas formas.

En esta sección se expone el registro fósil para las diferentes áreas continentales, y dentro de ellas según un orden taxonómico.

.1- Asia.

NOBLE (1924) describe Macropelobates osborni, un fósil articulado procedente de Mongolia, al que sitúa en una posición primitiva pero claramente dentro de la subfamilia Pelobatinae. ESTES (1970a) revisa el ejemplar y confirma con nuevos datos la validez del taxón y su pertenencia a los pelobatinos. La existencia de un prehalux muy agrandado (y por lo tanto de "espuela"), además de otros muchos rasgos, indica su carácter pelobatino. La edad asignada actualmente a este fósil corresponde al límite Oligoceno inferior-Oligoceno medio.

Los Megophryninae, subfamilia que sólo habita actualmente Asia y que presenta rasgos morfológicos de gran primitividad,

carece de registro fósil.

.2- Norteamérica.

Eopelobates.

Diversas piezas del Cretácico terminal de los EE.UU. han sido atribuidas con duda a este género (ver revisión en ESTES, 1970a; ESTES y REIG, 1973; observación personal de parte de este material). El primer registro seguro procede del Eoceno inferior de Wyoming (Eopelobates guthriei, ESTES, 1970a), y la línea filogenética pervive al menos hasta el Oligoceno inferior de la misma región (E. grandis, ZWEIFEL, 1956; ESTES, 1970a).

ŠPINAR (1972) eleva Eopelobates a rango subfamiliar.

Pelobatinos. Scaphiopus.

El primer representante de este género viviente es Scaphiopus skinneri, del Oligoceno medio norteamericano (ESTES, 1970a) e inferior del Canadá (HOLMAN, 1968; ESTES, 1970a).

Se conocen otros muchos fósiles neógenos, morfológicamente muy cercanos a las formas actuales, tanto de los subgéneros Scaphiopus (Scaphiopus) como S. (Spea) (ver ZWEIFEL, 1956; ESTES, 1970a), y cuya consideración detallada es irrelevante a los objetivos de este trabajo. Ver también TIHEN (1960a).

.3- Europa.

a- Eopelobates

Eopelobates hinschei (Kuhn, 1941).

ESTES (1970a) revisa la colección de anfibios del Eoceno medio de Geiseltal (Alemania), y redescubre esta especie, probando que los numerosos taxones nominales (genéricos y especí

ficos) asignados por KUHN (1941) a esta muestra corresponden en realidad a una serie de crecimiento intraespecífica. El material es articulado, y la sugerencia de HECHT (1963) acerca de la presencia de dos pelobátidos distintos no ha sido reválida por la revisión de ESTES (1970a).

Eopelobates bayeri Špinar, 1952.

ŠPINAR (1972) describe restos adicionales al único ejemplar conocido en 1952, comentados también brevemente por ESTES (1970a). El material procede del yacimiento checo de Bechlejo vice, de edad Oligoceno terminal-Mioceno inferior. En el trabajo de ŠPINAR (1972) se incluye además un estudio de las fases larvarias y de su desarrollo ontogénico. Este material es articulado.

Eopelobates neudorfensis Wettstein-Westersheimb, 1955, basado en piezas desarticuladas estudiables tridimensionalmente, y procedente del yacimiento de Devínska Nová Ves (:Neudorf; MN 6), es en opinión de ESTES (1970a) y ŠPINAR (1972) una sinonimia de E. bayeri. Restos fragmentarios de otros yacimientos del Mioceno inferior checo podrían también pertenecer a esta especie (ŠPINAR, 1972).

Eopelobates anthracinus Parker, 1929.

Descrito inicialmente por PARKER (1929), este material proviene del yacimiento de Rott, considerado tradicionalmente de edad Mioceno inferior, aunque WESTPHAL (1958) lo considera del Oligoceno medio. Más recientemente (TOBIEN, 1974) se ha probado su pertenencia a la MN 0 (límite Oligo-mioceno).

El único ejemplar en que se basa esta especie, que hemos podido estudiar directamente, ha sido revisado y comentado adecuadamente por ESTES (1970a) y ŠPINAR (1972), y nada nos queda por añadir a sus notas.

ŠPINAR (1972) asigna con duda diversos paraesfenoides juveniles desarticulados y renacuajos del Oligo-mioceno checo a

esta especie, por diferenciarse de una muestra homóloga atribuida a E. bayeri. En nuestra opinión esta asignación debe tomarse con las mayores reservas, pues las diferencias en morfología del paraesfenoides son ciertamente muy pequeñas entre los diversos taxones de la familia, y la variabilidad de Pelobates cultripes excede en ocasiones estos límites.

b- Restos dudosos de Eopelobates.

MLYNARSKI (1961 , 1962) cita la presencia de Eopelobates sp. en el yacimiento pliocénico de Węże I (MN 15), junto a restos atribuidos a Pelobates cf. fuscus, expresando además sus dudas acerca de la validez de E. anthracinus frente a P. fuscus. Este material, como comenta ESTES (1970a), debe ser tomado con reservas.

VERGNAUD-GRAZZINI (1970) describe restos de pelobátidos del yacimiento finiplioceno (MN 16) de Arondelli (Italia), considerándolos como Pelobates sp. Un comentario de su descripción nos permite dudar de la homogeneidad del material. Con respecto a las vértebras encontradas (material desarticulado), comenta (:55):

"Latéralement, l'échancrure correspondant à la sortie des nerfs rachidiens est très marquée sur les vertèbres antérieures; cette échancrure se referme progressivement lorsqu'on passe aux vertèbres plus postérieures, pour former un véritable foramen nerveux sur V₇ ou V₈. Sur les formes actuelles, cependant, je n'ai jamais observé de fermeture totale de cette échancrure; ce dispositif est au contraire fréquent chez les Pelobates fossiles."

En el material actual estudiado por nosotros, tampoco hemos encontrado nunca la existencia de un verdadero foramen para los nervios raquídeos en ningún nivel de la columna (V₂-V₈), pero al contrario de lo afirmado por la autora, siempre que hemos observado ese dispositivo el material asociado indica la presencia del género Eopelobates y no de Pelobates. Es pues posible que este sistema ontogénico sea diferencial entre ambos géneros, muy apartados filogenéticamente.

Si esta sospecha de heterogeneidad es cierta, y en apoyo al dato de Mlynarski ya comentado, Eopelobates perviviría en Europa hasta el mismo fin del Terciario. Recordemos al respecto (capítulo IV) que el extinto Latonia está también presente en Arondelli. De confirmarse esta época de extinción, Eopelobates pasaría a engrosar la ya larga lista de anfibios que parecen extinguirse en Europa a comienzos del Cuaternario (ver capítulo XIII).

c- Miopelobates zapfei Wettstein-Westersheimb, 1955.

La problemática planteada por este taxón ha sido ya tratada en el capítulo IV, y una de sus ramificaciones se discutirá en el apartado siguiente. Recordemos tan sólo que la serie tipo de Miopelobates (craneal) está compuesta en realidad por discoglósidos del género Latonia.

d- Pelobates robustus Bolkay, 1913.

BOLKAY (1913) describe brevemente esta especie procedente del relleno kárstico de Polgárdi (Hungría; MN 13). El material base está compuesto por 8 maxilares fragmentados, 2 premaxilares, 4 angulares, 1 proceso tiroideo, 1 ilion y 1 tibia fíbula.

ŠPINAR (1972) selecciona un lectotipo: "Fragment of the right os maxillare figured by St. BOLBAY in 1913 on pl. XI, fig. 1".

Diversos autores posteriores han tratado esta especie, aunque sin haber sido objeto de revisión directa. Entre ellos podemos diferenciar dos grupos: Aquellos que consideran esta forma como un Pelobates, y aquellos que la consideran dentro del género Miopelobates. Discutamos antes estos últimos.

ESTES (1970a) considera a P. robustus Bolkay, 1913, (sin revisión directa) como un sinónimo de "Miopelobates zapfei" Wettstein-Westersheimb, 1955, de Neudorf, con lo que el con-

junto pasa a ser Miopelobates robustus (Bolkay, 1913), basado especialmente en la peculiar morfología del maxilar, que está provisto de un sector posterior de ornamentación tubercular pero que anteriormente se presenta liso, caracter ya mencionado por BULKAY (op. cit.) y que se aprecia perfectamente en la figura publicada. Idéntica morfología se encuentra en el material de Neudorf. ŠPINAR (1972) sigue esta interpretación, pero en un trabajo posterior (1976a) vuelve a denominar a la forma de Neudorf como Latonia zapfei (como discoglósido), aunque sin explicar la razón de no considerarlo ya como sinónimo de la especie de Polgárdi (P. robustus).

El primer grupo de interpretaciones parte de una atribución de FEJÉRVÁRY (1917). Este autor, aunque declina la oportunidad de realizar una revisión de esta especie, dejándola para un futuro estudio que desgraciadamente nunca realizó, no se pronuncia sobre su valor taxonómico ("Je m'abstiens a l'heure actuelle de me prononcer au sujet de la valeur systématique du P. robustus By."), pero atribuye un sacro-urostilo del yacimiento del Pleistoceno medio de Püspökfürdő (:Beftia) a esta especie, aún cuando esta pieza no había sido encontrada en el yacimiento tipo. RAGE (1972) discute los rasgos taxonómicos de este elemento, y concluye que con base en este elemento no es posible pronunciarse sobre la validez de P. robustus. Este autor (1972) encuentra sacro-urostilos muy similares en el Pleistoceno medio de Abimes de la Fage. Posteriormente (RAGE, 1974) persiste en la interpretación, afirmando que "P. robustus pourrait être une espèce distincte des espèces actuelles" (1974, :287). Este autor no hace mención de las opiniones anteriores de que esta especie es un miembro de Miopelobates.

Toda esta primera línea de interpretación gira en torno al sacro-urostilo, atribuido desde un yacimiento muy distante en el tiempo y no representado en la localidad tipo, por lo que en realidad no afectan directamente a la discusión sobre el status taxonómico de la especie. Más adelante se reanudará la discusión de este elemento, pero es conveniente ahora ofre

cer nuestra interpretación de esta problemática.

No nos ha sido posible estudiar directamente estos restos, pero la descripción de BOLKAY (1913) y el examen de las magníficas láminas con que completa ésta nos permiten hacer notar los siguientes puntos:

1- El lectotipo del taxón, un fragmento de maxilar, muestra claramente la existencia de una pequeña zona posterior ornamentada y de una zona anterior grande básicamente lisa (aunque se observan algunas irregularidades). Este patrón de ornamentación es diferencial con respecto a Eopelobates y a Pelobates, siendo característico en cambio del género Latonia de discoglósidos, según hemos justificado ampliamente en el capítulo IV.

2- Aunque sin mención explícita en el texto descriptivo, la lámina XI, fig. 3 y 4, muestra en dos normas un fragmento de mandíbula en el que se aprecia claramente la existencia de un proceso paracoronoide. Al igual que el carácter anterior, la presencia de este proceso es característico del discoglósido Latonia.

3- BOLKAY (op. cit) menciona que este material excede en tamaño al mayor Pelobates cultripes, y señala que los premaxilares se diferencian en el proceso ascendente (deprimido) de los de Pelobates. El primer punto (tamaño) es concordante asimismo con Latonia, y sobre el segundo no poseemos información, pero al menos permite eliminar la pertenencia a Pelobates.

4- El único ilion, fragmento de un elemento izquierdo, carece de crista dorsal, y según BOLKAY (op. cit.) también de tuber superius. En esto último nos mostramos en desacuerdo, pues aunque la pieza está a falta de la pars ascendens, se aprecia en la figura el comienzo de un tuber superius (es decir, su sector más anterior), con el mismo grado de desarrollo que el propio de Bufo bufo. De hecho, esta pieza es idéntica a los ilia de Bufo bufo con fragmentación similar que hemos po

dido estudiar en el yacimiento de La Cueva de las Hienas (ver capítulo IX). Esta pieza no corresponde pues a las craneales anteriormente comentadas.

5- El estudio de asociaciones, y no de piezas individuales, nos ha llevado al análisis de los restantes elementos de Polgárdi: Junto a la especie bajo discusión, BOLKAY (1913) cita la presencia de Bufo bufo, Rana esculenta, y una nueva especie, Rana batthyanyi. El ilion comentado anteriormente puede ser atribuido al B. bufo, con lo que el restante material es homogéneamente concordante con Latonia.

Rana batthyanyi está descrita en base a 7 ilia, y como material atribuido cita BOLKAY (op. cit.) fragmentos de maxilar (dentados y lisos) de gran tamaño, un fragmento vertebral, y dos de tibiofíbulas. Los maxilares son excesivamente fragmentarios, y pueden ser atribuidos perfectamente también a Latonia, mientras que las tibiofíbulas y el fragmento vertebral, sin estar siquiera figurados, no ofrecen información. Del ilion en cambio se presenta un detallado dibujo, y en el se aprecia con claridad la típica morfología de Latonia: Cresta dorsal no muy alta; tuber superius presente, aplanado y situado por delante de la cavidad acetabular; presencia de fossa supracetabularis; pars descendens muy poco desarrollada. El único carácter diferencial con respecto a los típicos ilia de Latonia es la angulación pars descendens-p. cylindriciformis, que en este fósil alcanza casi los 90° . Esta última condición debe tomarse con reservas, pues no conocemos exactamente como ha sido orientada la pieza, y ligeras desviaciones de la norma lateral estricta alteran profundamente el ángulo. La existencia de dos forámenes debajo del tuber superius la hemos observado también en Latonia, pero no en Rana. Nos parece pues muy claro que "Rana batthyanyi" es sólo una sinonimia de "Pelobates robustus", por prioridad de página, y este último a su vez un miembro del género Latonia.

6 - En resumen: Todo el material atribuido a Pelobates robustus, con la excepción del ilion, parece homogéneo e in-

cluible inequívocamente en el género Latonia (Discoglossidae). El ilion atribuido por BOLKAY (1913) parece corresponder a un bufónido (B. bufo), aunque está excesivamente fragmentado como para que pueda asegurarse. Por el contrario, el taxón "Rana batthyanyi" del mismo yacimiento y basado en ilia, debe ser considerado como sinónimo de P. robustus, y muestra igualmente los caracteres de Latonia.

7- Sobre la validez, a nivel específico, de esta forma de Latonia, no podemos pronunciarnos de momento, pues dado el confucionismo actualmente existente acerca de la sistemática interna de este género (ver capítulo IV), es precisa una revisión directa antes de definirse a este respecto.

Hasta el momento no está pues demostrada la existencia de verdaderos pelobátidos en el yacimiento de Polgárdi.

La interpretación que hemos dado está ciertamente más cerca de la de ESTES (1970a) y ŠPINAR (1972) que de la de FÉJERVÁRY (1917) y RAGE (1972,74) pues los primeros dedujeron su similitud con "Miopelobates", género que posteriormente se probó sinónimo de Latonia y miembro de los discoglósidos.

e- El género Pelobates en el Paleógeno.

Además de Pelobates decheni, que trataremos más adelante, se ha citado la presencia paleógena del género Pelobates en dos ocasiones.

DE BONIS et alii (1973), en una lista faunística de diversos yacimientos de Quercy, cita la presencia de un Pelobatidae indeterminado en el Oligoceno inferior y base del Oligoceno medio, y de Cf. Pelobates en la mayor parte del Oligoceno medio y base del Oligoceno superior. Como ya se ha indicado, hemos podido examinar gran número de restos de yacimientos de ese área, pero al estar en periodo de estudio por otros autores no es conveniente incluir aquí descripción alguna (ver capítu

lo IV). Bástenos mencionar que en nuestras muestras de Quercy (que no incluyen el Oligoceno superior) aparecen dos pelobátidos distintos, en muchas ocasiones ambos en los mismos yacimientos, pero nunca hemos encontrado restos inequívocos del género Pelobates, considerado éste último con la amplitud de de su conjunto de especies actuales.

HECHT y HOFFSTETTER (1962) mencionan la presencia de Pelobates o antecesor suyo inmediato en Hoogbutsel (Oligoceno medio, Bélgica). Esta referencia es utilizada por ESTES (1970 a) en su esquema biogeográfico. También hemos podido estudiar una numerosa muestra de esta localidad, que como la de Quercy está en periodo de estudio por otros, y claramente no aparece resto alguno atribuible a Pelobates, pero si Eopelobates.

f- Pelobates decheni Troschel, 1861.

TROSCHER (en DECHEN, 1861) describe una forma del yacimiento de Rott (considerado clásicamente del Mioceno inferior, pero según WESTPHAL, 1958, del Oligoceno medio), denominándola Pelobates decheni. Esta pieza no fué figurada, y la descripción es ciertamente lacónica, afirmando únicamente que posee ornamentación craneal, y procesos transversos (sobreentendemos del sacro) muy agradandados, cuya longitud es igual a la del antebrazo.

Obviamente, sin haber tenido acceso a su estudio directo, es prácticamente imposible opinar sobre la significación de este fósil. Notemos sin embargo que los pelobátidos y el género Latonia de discoglósidos son los únicos anuros con ornamentación craneal en el terciario europeo (en adición a Zaphrissa, ver más adelante), y que el ensanchamiento de las alas sacrales diferencia claramente a P. decheni de Latonia. WOLTERSTORFF (1929, fide ESTES, 1970a) considera a esta forma idéntica a Zaphrissa eurypelis.

g- Zaphrissa eurypelis Cope, 1866.

Este taxón proviene igual que el anterior de los lignitos

de Rott (Alemania). Fué descrita inicialmente por COPE (1866), quien lo consideró un discoglósido. Aparte de la citada opinión de Wolterstorff, que lo identifica con P. decheni, se ha tendido a considerarlo como discoglósido. FRIANT (1960) sugiere que pueda tratarse de un juvenil de Latonia. El holotipo, y único ejemplar conocido, estuvo perdido casi un siglo, hasta que BAIRD (1970) lo da a conocer de nuevo. ESTES (1970a) examina el ejemplar y lo interpreta también como discoglósido, opinión mantenida por VERGNAUD-GRAZZINI y WENZ (1975).

Hemos podido examinar directamente este ejemplar (artículo), pero no es conveniente ofrecer aquí una revisión completa, pues preferimos esperar a tener la oportunidad de estudiar también Pelobates decheni antes de perfilar las relaciones de esta forma con los restantes anfibios del Terciario europeo. Realizaremos sin embargo una somera discusión a fin de delimitar su status familiar.

La mayoría de las características observables en este animal indican un gran parecido con Pelobates, y el mismo COPE (1866, :77) afirma que en estudios preliminares anteriores lo tomó por un miembro de este género. Las razones del cambio de COPE (1866) se basan en su creencia de que el fósil presenta costillas libres en V_2-V_4 , y doble articulación entre sacro y urostilo. A estos puntos añade ESTES (1970a) la presencia de vértebras opistocélicas y de una escápula corta. La combinación de estos caracteres indica muy claramente, como señala ESTES (1970a), su pertenencia a los discoglósidos.

La conservación de este ejemplar es mediocre, y en nuestro examen no hemos podido comprobar la naturaleza de la escápula, y creemos al contrario que estos autores que sólo se ha preservado un pequeño fragmento de la misma, y que por lo tanto no es posible dilucidar si era corta o larga. Con respecto a las supuestas costillas tampoco hay evidencia clara, pudiendo interpretarse perfectamente como simple fragmentación post mortem de los procesos transversos.

Un contramolde en plástico permite apreciar que sacro y

urostilo no estan fusionados y debieron articular en vida. De hecho, el urostilo ha fosilizado girado casi 90° con respecto a su posición normal, y ni en él ni en el sacro puede establecerse la naturaleza doble de la articulación.

El punto más importante lo constituye sin duda la condición de los centra vertebrales. Gracias a que la columna está parcialmente desarticulada, y aparte de que cabe dudar de la asignación de rango de COPE (1866), el examen de molde y contramolde (artificial) nos lleva a creer que la naturaleza de la relación intervertebral era la de procelia, y no la opistocelia. Esto se aprecia especialmente bien en el atlas, que nos parece posee un cóndilo posterior muy claro.

Al contrario que FRIANT (1960), consideramos fuera de toda duda que Zaphrissa no está relacionado con Latonia, pues además del mayor ensanchamiento de las diapófisis sacras, procelia, arco fronto-escamoso, etc., carece también de cresta ventral en el atlas, carácter que hemos encontrado de forma constante en Latonia y Discoglossus, pero que claramente no está presente en Zaphrissa..

Nos parece en resumen que esta forma debe considerarse dentro de la familia Pelobatidae. Si nuestras apreciaciones son incorrectas, y este animal posee auténticamente alguno de los caracteres antes mencionados indicadores de Discoglossidae (escápula corta, opistocelia etc), su posición en esta familia estaría claramente alejada de cualquier otro grupo (viviente o fósil), e incluso merecería en este supuesto la creación de una subfamilia (y hasta familia independiente) (ver capítulo IV). Por el contrario, Zaphrissa, si nuestra interpretación es correcta, es integrable por todos conceptos en los pelobátidos, y además difícilmente excede al mismo Pelobates, cuya especie P. cultripes es la de mayor similitud. Si esta postura es correcta, cuestión que sólo podrá dilucidarse mediante el examen en profundidad de más material de Rott, Zaphrissa eurypelis representaría el pelobatino verdadero más antiguo de Europa.

h- Otros Pelobates terciarios.

El registro neógeno es pobre en cuanto a restos de este género, y a excepción de una cita inconfirmable de ZITTEL (1887-90) del mioceno de Weissenau (Alemania), son relativamente recientes.

ŠPINAR (1976a, :286) cita que ha estudiado los cambios morfológicos del patrón endocraneal "in the species Pelobates fuscus and Pelobates transcaucasicus from Miocene to Recent time, and in Palobates syriacus balcanicus from Pliocene to Recent time". En el mismo artículo (ŠPINAR, 1976a, lám. 2, fig 1) dibuja en norma ventral un frontoparietal de "Pelobates fuscus fossilis, Miocene. Valeč, Bohemia, Czechoslovakia". Desconocemos si este autor tiene en prensa o preparación una descripción más detallada de estas formas.

Otras citas ya comentadas, como las formas de Węże I (Polonia) y Arondelli (Italia), son ya pliocenas.

i- Pelobátidos cuaternarios.

En el apartado dedicado a Pelobates robustus hemos mencionado ya que FEJÉRVÁRY (1917) atribuyó un sacro-urostilo del yacimiento de Beftia (:Püspökfürdő; base del Pleistoceno medio) a esta especie, así como que RAGE (1972) encuentra un ejemplar muy parecido en Abimes de la Fage (Pleistoceno medio), no desechando este último autor la posibilidad de que se trate de una forma específicamente distinta de las actuales (RAGE, 1974, 1976).

En nuestra opinión, basada en el estudio de la variabilidad de Pelobates cultripes, tanto en Beftia como en Abimes de la Fage nos encontramos simplemente frente a elementos patológicos. En Beftia la primera vértebra postsacra se encuentra relativamente bien individualizada y fusionada totalmente al sacro, de forma que contribuye en gran manera a la formación de las diapófisis de este último. El mismo FEJÉRVÁRY (1917, :

:155) no desecha esta posibilidad, afirmando entre otras cosas que:

"Il est évident que vu l'unique exemplaire à disposition nous ne saurions à ce moment résoudre la question qui se pose à savoir si ces différences (.....) doivent être considérées comme caractéristique du P. robustus By., ou si nous avons à faire ici à un phénomène exceptionnel."

En el caso de Abimes de la Fage (RAGE, 1974; lám. 17, fig. 4 a 7) la anomalía parece corresponder al grupo de "sacralizaciones" urostilares, de los que se ofrecen varios ejemplos en esta tesis. La primera vértebra postsacra desarrolla sus procesos transversos de forma que adquieren el aspecto de diapófisis sacras, y el verdadero saco sólo contribuye en pequeña parte (y sin fusión total) al contorno general de las alas. En la figura publicada se aprecia la individualización dorsal de ambos elementos a nivel de arcos neurales y procesos transversos, pero la fusión a nivel de centra es total.

Estos casos nos hacen reiterar nuestra opinión acerca de la necesidad de tomar en consideración estas variaciones patológicas y malformaciones a la hora de interpretar restos fósiles, especialmente en los casos en que son poco numerosos.

No hay razón ninguna por lo tanto para pensar en la posible existencia de una especie de Pelobates distinta de las actuales en el Pleistoceno europeo. Las citas son escasas aún para las especies vivientes, y cabe destacar al respecto que Pelobates cultripes no había sido encontrado en estado fósil hasta la elaboración de este trabajo (ver posteriormente).

4- ANÁLISIS DE YACIMIENTOS NO HISPÁNICOS.

Los pelobátidos son relativamente abundantes en las muestras paleógenas. Aunque este material no constituye el objeto del presente trabajo, ha sido necesario averiguar, por medio del estudio directo de yacimientos inéditos, el substrato paleógeno del que parte la fauna neógena europea. A este respecto se han examinado diversos yacimientos del área de Quercy (Francia; Oligoceno inferior y Oligoceno medio); Hoogbutsel (Bélgica; Oligoceno medio); Whitecliff Bay y Headon Hill (-1) (Eoceno superior-Oligoceno inferior; Gran Bretaña); así como el Oligoceno superior de Paguera (Baleares). En ningún caso se han encontrado restos atribuibles con claridad al género Pelobates, único de la familia viviente actualmente en Europa, pudiendo ser encuadrado la mayoría del material en Eopelobates, salvo una minoría que quizás requiera en el futuro la consideración de género nuevo.

En lo referente a yacimientos neógenos, algunos de los examinados y que contienen pelobátidos no podrán ser incluidos aquí, por estar sujetos a estudio por otros autores (ver capítulo IV). Entre ellos cabe destacar los clásicos franceses de La Grive M (MN 7); La Grive L3 (MN 8); y Sète (MN 15). Esta familia se presenta sólo de forma minoritaria en las restantes muestras examinadas de edad neógena.

.1- Sandelshausen (Alemania).

Edad: MN 6 (MEIN, 1975).

Material: Colección Universidad Estatal de Utrecht.
Vértebra post. (1).

Descripción e interpretación.

Hemos incluido esta pequeñísima muestra como ejemplo de una forma que aunque no representada en otros yacimientos aquí descritos, parece frecuente en los depósitos de origen kárstico de esta época en Europa central, donde perdura desde tiempos muy antiguos.

Esta única vértebra, de rango V_6 - V_8 , presenta procesos transversos orientados hacia delante, y un clarísimo foramen para los nervios raquídeos a cada lado de la pared del arco neural. Obviamente este resto no hubiera podido ser interpretado si no contásemos con los datos (mayoría inéditos) de los ricos yacimientos paleógenos, donde aparecen vértebras idénticas asociadas con claridad a otros elementos más significativos e indicadores del género Eopelobates. Dentro de este género este elemento no permite, por el momento, su clasificación. Restos muy similares han sido descritos en el yacimiento sincrónico de Neudorf (WETTSTEIN-WESTERSHEIMB, 1955) bajo la denominación de Eopelobates neudorfensis, especie que según la revisión de ESTES (1970a) es sólo una sinonimia (con material desarticulado) de E. bayeri Špinar, 1952.

.2- Ano Metochi 2 (Grecia).

Edad: Turoliense terminal. MN 12 o más probablemente 13.

Material: Colección Universidad Estatal de Utrecht.

Sacro (1).

Descripción e interpretación.

Esta pieza está desgraciadamente a falta de ambas diapófisis. La articulación con respecto al urostilo es monocondilar, y este último no está fusionado. En la cara ventral del centrum se presenta una impresión ventral posterior de forma triangular.

Este pequeño fragmento no permite siquiera su atribución genérica, aunque si familiar, siendo el resto del grupo más antiguo de Grecia.

.3- Spilia 3 (Grecia).

Edad: Rusciniense medio (MN 14 o 15).

Material: Colección Universidad Estatal de Utrecht.

Frontoparietal (1)

Maxilares DER (1)

IZQ (1)

Sacro-urostilos (3)
 Escápula IZQ (1)
 Ilia DER (2)
 IZQ (1)
 Húmeros DER (3)
 IZQ (1)

Descripción e interpretación.

Frontoparietal. Lámina F 14, fig. 1 y 2.

Se conserva únicamente un fragmento postero-izquierdo. Dorsalmente presenta ornamentación a base de tubérculos independientes de tamaño relativamente grande y con una densidad similar en toda la superficie conservada, aunque en los bordes posterior y lateral se presentan unidos en crestas cortas. Los procesos posteriores de articulación al otoccipital son fuertes. La figura central endocraneana es del tipo Pelobates, no dividida, y con su extremo lateral poco sobresaliente. Aunque este frontoparietal está lateralmente incompleto, se aprecia sin embargo por el sector conservado que existía un proceso hacia el escamoso bien desarrollado. Este último carácter y el tipo de ornamentación permiten diferenciar esta pieza de las propias de Eopelobates, concordando sin embargo con las de Pelobates.

Maxilares. Lámina F 14, fig. 9.

Estos maxilares, dentados, presentan la misma ornamentación que el frontoparietal, existiendo además un área anterior con ornamentación muy enrarecida o lisa. Esta morfología, concordante con Pelobates, es diferencial con respecto a P. cultripes, pero no frente a P. syriacus (incluyendo P. transcasicus; ver BAŞOĞLU y ZALOĞLU, 1964).

Sacro-urostilos. Lámina F 14, fig. 9.

Las tres piezas conservadas están a falta de las diapófisis. En todos los casos el urostilo está fusionado totalmente

al sacro a nivel de centra, unión reforzada además por medio de extensiones de la cresta lateral longitudinal. Debido a su fragmentación no es posible dilucidar la contribución del urostilo a la formación de las diapófisis.

Este carácter de fusión sacro-urostilar, constante en la muestra, permite diferenciar claramente esta forma de P. cultripes, concordando con P. syriacus y P. fuscus.

Escápula. Lámina F 14, fig. 22.

La única escápula conservada, bastante fragmentada, permite reconocer la morfología de las formas europeas de la familia. Es un elemento alargado, provisto de una cresta en el margo anterior, y con un sinus interglenoidalis neto aunque poco visible, que paraleliza en cierto sentido las propias del género Rana.

Iliu. Lámina F 14, fig. 14 y 18.

En este material es perfectamente reconocible la morfología del género Pelobates: Ausencia de crista dorsalis, tuber superius y tuber interiliaco. El surco de inflexión entre la pars ascendens y la pars cylindriformis es acusado. En la cara interna se presenta la superficie biselada de unión interiliaca, con estriaciones, y en un plano diferencial. El desarrollo de esta estructura es mayor que en P. fuscus, concordando con P. syriacus y P. cultripes. Su mera presencia permite diferenciar esta forma de Eopelobates.

Húmeros.

Estas piezas concuerdan igualmente con Pelobates. La diáfisis se encuentra incurvada, y carecen de crestas distales. La fossa cubitus ventralis está lateralmente abierta. En la muestra sólo se han conservado fragmentos distales, y la utilidad intragenérica y aún intrafamiliar de éstos es muy pequeña.

Todos los elementos descritos son concordantes en tamaño, indicando una estimación del mismo que se trata de una forma mayor que P. fuscus, aunque sin alcanzar el extremo de talla de P. cultripes.

Por el conjunto de caracteres descritos, la forma de Spilia 3 puede ser atribuida con confianza al género Pelobates. Dentro de él, y dada la escasez y fragmentación del material, no es posible una asignación específica inequívoca. Puede desecharse sin embargo, y con relativa seguridad, su pertenencia a P. cultripes, así como a P. varaldii, en el supuesto discutible de que se trate de una especie válida. La distinción entre P. fuscus y P. syriacus no es fácil de realizar con el material conservado, aunque algunos rasgos ya comentados sugieren más bien que no se trata del primero. La concordancia con P. syriacus (s.l.) es total, aunque no lo suficientemente significativa como para que la atribución sea inequívoca, por lo que es preferible considerar este fósil como Pelobates cf. syriacus.

.4- Pili B (Córcega).

Edad: Pleistoceno superior.

Material: Colección Universidad Estatal de Utrecht.

Nasal IZQ (1)

Escamoso DER (1)

Vértebra rango V₆ (1)

Húmero DER (1)

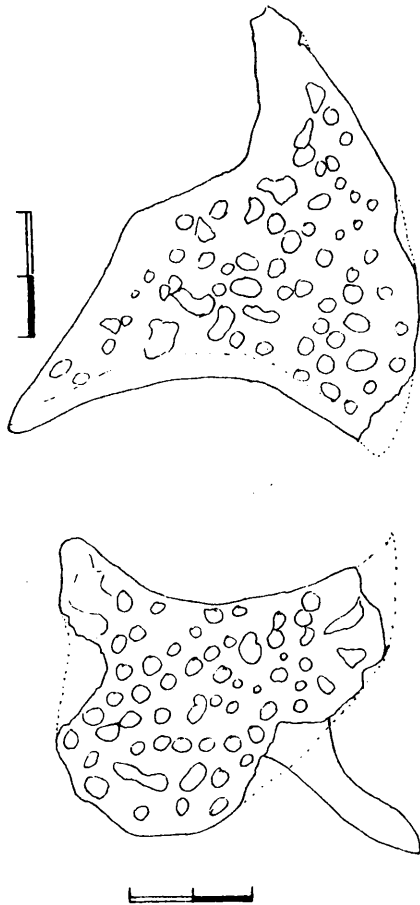
Radio-ulnas DER (1)

IZQ (1)

Descripción e interpretación.

Las dos piezas más características de esta muestra son las craneales. Tanto el nasal como el escamoso (ver figuras en la página siguiente) presentan ornamentación dorsal a base de tubérculos relativamente grandes y en su mayoría aislados. El contorno del nasal, que forma una curva suave en el

lado medial, indica claramente la existencia de una fontanela internasal. La forma del escamoso es totalmente diferente de la propia de Pelobates fuscus, especie en la que este elemento no tiene un contorno redondeado, ni existe unión verdadera fronto-escamosal. En el fósil en cambio, puede apreciarse una banda relativamente ancha de contacto al frontoparietal, concordando con Pelobates cultripes y algunos morfotipos de P. syriacus. Este mismo carácter (arco fronto-escamoso) aleja esta forma de cualquier Eopelobates conocido.



La vértebra conservada es un elemento robusto. Los procesos transversos, orientados muy hacia delante, pasan por debajo de las prezigapófisis, y el ápice neurapofisario no sobrepasa en nivel

distal de las postzigapófisis. A cada lado de la neurapófisis existe una cresta paralela bien visible. Estas crestas laterales, presentes con desarrollo análogo en P. cultripes, no están nunca tan marcadas en P. fuscus.

Los restantes elementos contienen menos información taxonómica. La atribución de las radio-ulnas es dudosa, y se basa en que la anchura del collum antibrachii es mucho mayor que en Rana, y en que la fossa radii está poco marcada (a diferencia de Bufo). Estas diferencias con los restantes anfibios presentes en el yacimiento, unido a una total similitud con Pelobates, nos llevan a su atribución.

La forma del escamoso permite diferenciar este fósil de cualquier especie de Eopelobates, así como de Pelobates fuscus, pero no es concluyente respecto a P. cultripes (s.l.; in

cluyendo P. varaldii) y P. syriacus (incluyendo P. transcaucasicus). En esta última especie sin embargo, en los casos en que el escamoso presenta una morfología análoga a la de P. cultripes y el fósil de Pili B, los nasales se unen en toda su longitud medial, con lo que no existe una fontanela. Cuando existe fontanela, en cambio, el arco fronto-escamoso es rudimentario, y el contorno de este último hueso nétamente diferente (ver BAŞOĞLU y ZALOĞLU, 1964). La combinación pues de escamoso y nasal permite diferenciar esta especie fósil de P. syriacus, mostrándose idéntica a P. cultripes, especie a la que se atribuye el material.

5- PELOBÁTIDOS FÓSILES DE ESPAÑA.

a- CENOZOICO.

En todo el Terciario español examinado en este trabajo sólo han aparecido miembros de esta familia en un yacimiento.

.1- Aljezar G (Teruel).

Edad: MN 12 (MEIN, 1975).

Material: Colección R. ADROVER.

Ilion (1).

Descripción e interpretación.

Se trata de un fragmento proximal de ilion izquierdo, representado en la lámina F 16, fig. 6. Carece de tuber superius y de crista dorsalis. La pars cylindriformis es robusta, formando dorsalmente un surco marcado en la unión con la pars ascendens. La pars descendens, aunque ventralmente rota, se aprecia por el sector conservado que debió estar relativamente bien desarrollada, formando un ángulo cercano a 90° con respecto a la pars cylindriformis. En la cara interna proximal presenta un plano interiliaco biselado muy bien diferenciado y con estriación.

A pesar de la gran similitud entre todos los pelobátidos con respecto a éste elemento, la existencia de este plano interiliaco tan marcado permite diferenciarlo de todas las formas europeas conocidas con excepción de Pelobates. Dentro de este género, y a pesar de que la robustez y acentuación de la superficie articular antes mencionada concuerdan con P. cultripes (de mayor talla), no es posible precisar la especie. Este fósil, primer representante conocido del género en España, debe pues considerarse únicamente como Pelobates sp.

b- PLEISTOCENO.

Además del yacimiento de Arganda, que describiremos a continuación, han aparecido pelobátidos fósiles españoles en el Pleistoceno medio de Bagur 2. La fauna de este yacimiento, en el que se ha observado la presencia de Bufo bufo y Pelobates, será descrita en detalle (incluyendo los reptiles) por J.P. MARTINEZ RICA (Centro Pirenaico de Biología Experimental, Jaca), por lo que aún habiendo estudiado los anfibios con anterioridad, es preferible omitir aquí las descripciones correspondientes.

.1- Arganda (Madrid).

Edad: Fase superior del Pleistoceno medio.

Material: Colección Museo Arqueológico Nacional (Madrid). Todos los restos, cuyo inventario se ofrece en la tabla de la página siguiente, proceden del sitio de recolección denominado "Aridos JR 1" (SANTONJA et alii, en prensa).

Descripción e interpretación.

El material procedente de esta localidad está representado en la lámina F 7. Como se observa, la diversidad taxonómica es muy alta, estando representadas 5 familias de anuros. En lo referente a los pelobátidos, que constituyen la forma mayoritaria, se han conservado elementos de prácticamente todas las regiones esqueléticas.

La clasificación de estos fósiles es relativamente sencilla, pues todos los elementos, incluyendo las piezas taxonómicamente más significativas (frontoparietal, otoccipital, nasal, escamoso, esfenetmoides etc..), concuerdan individualmente y en asociación con el viviente Pelobates cultripes, pero son diferenciales en cambio con respecto a cualquier otro anuro. Una descripción detallada de estos restos, habiendo ya comentado extensamente la morfología de la especie actual, sería sin duda superflua, y por lo tanto no será ofrecida aquí.

ARIDOS JR 1. ARGANDA (MADRID).BATRACOFUNA.

ELEMENTOS .		<u>PELOBATES</u> <u>CULTRIPES.</u>	<u>RANA</u> <u>RIPIDUNDA.</u>	<u>BUFO</u> <u>BUFO.</u>	<u>HYLA</u> <u>SP.</u>	<u>ALYTES</u> <u>SP.</u>	<u>DISCOGLOSSUS</u> <u>PICTUS.</u>	FRAGMENTOS NO DETERMINABLES
FRONTO- PARIETAL.		9	1	---	---	---	---	---
OTOCCI- PITAL.	DER	1	---	---	---	---	---	---
	IZQ	1	---	---	---	---	---	---
NASAL.	DER	1	---	---	---	---	---	---
	IZQ	1	---	---	---	---	---	---
ESCA- MOSOS.	DER	1	---	---	---	---	---	---
	IZQ	2	---	---	---	---	---	---
ESFENETMOIDES		3	1	---	---	---	---	---
PARAESFENOIDE		1	---	---	---	---	---	---
MANDI- BULAS.	DER	---	---	---	---	---	---	---
	IZQ	1	---	---	---	---	---	---
MAXI- LARES.	DER	2	1	---	---	---	---	---
	IZQ	---	---	---	---	---	---	---
V ₂ -V ₄		1	---	---	---	---	---	---
V ₅ -V ₈		5	1	---	---	---	---	1
SACROS.		5	---	---	---	---	---	---
UROSTILOS.		1	1	---	---	1	---	---
ESCA- PULAS.	DER	2	1	---	1	---	---	---
	IZQ	2	---	---	---	---	---	---
ILIA.	DER	4	4	---	---	---	1	---
	IZQ	7	2	---	---	---	---	---
ISQUIONES.		---	---	---	---	---	---	1
HUME- ROS.	DER	5	---	1	---	---	---	---
	IZQ	1	---	---	---	---	---	---
RADIO- ULNAS.	DER	3	---	---	1	---	---	1
	IZQ	2	---	---	---	---	---	---
FEMURES.		---	---	---	---	---	---	1
TIBIOFIBULAS		8	---	---	---	---	---	10
TIBIAL- FIBULARES.		1	---	---	---	---	---	---
Número mínimo individuos	A	9	4	1	1	1	1	---
	%	53.0	23.5	5.9	5.9	5.9	5.9	---

Es preciso sin embargo comentar siquiera brevemente algunos puntos concretos.

De los 5 sacros recolectados, sólo en un caso se presenta fusión urostilar (lám. F 7; fig. 6), por lo que coincide también esta población con la situación actual, aunque dada la limitación numérica de Arganda las frecuencias no sean comparables.

Uno de los esfenetmoides recolectados, de tamaño muy grande, presenta ornamentación bien desarrollada en la cara dorsal (lám. F 7; fig. 7). En el resto de sus rasgos concuerda con P. cultripes, al igual que los otros dos elementos conservados que carecen de ornamentación. La ubicación de estos tubérculos corresponde en la especie actual al sector del esfenetmoides sin recubrimiento dorsal, lo que implica que en el ejemplar en cuestión la fontanela se encontraba tapada por esta estructura, con lo que el techo craneal correspondiente a nasales y frontoparietal debió ser un todo continuo ornamentado.

La aparición de dos elementos normales, unido a la restante morfología de la pieza ornamentada, sugerían que se trataba únicamente de una anomalía. A fin de revalidar esta interpretación se examinaron 200 esfenetmoides actuales de P. cultripes (ver sección 2- de este capítulo), habiéndose encontrado un elemento con ornamentación rudimentaria. Este hallazgo paralelo nos permite por tanto desechar cualquier posible repercusión taxonómica del rasgo, aunque desconocemos la significación evolutiva (si alguna) de esta tendencia patológica a la hiperosificación dérmica en Pelobates (ver capítulo IV para una discusión de los aspectos filogenéticos de las anomalías).

Debemos resaltar que el yacimiento de Arganda es el más antiguo en que está representada la especie Pelobates cultripes de forma inequívoca.

6- TAXONOMIA, FILOGENIA y BIOGEOGRAFÍA.

.1- Taxonomía y filogenia.

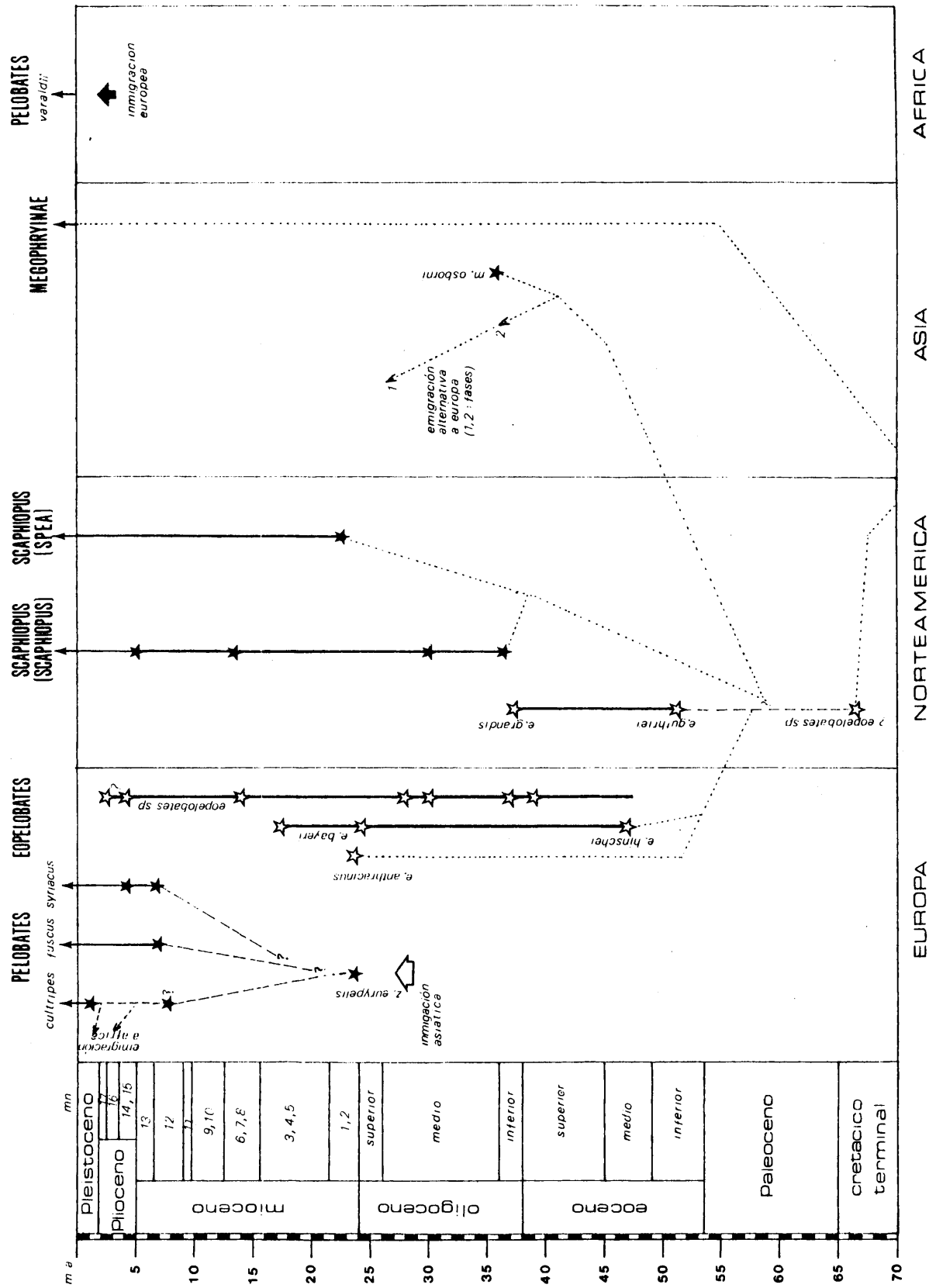
Los resultados que se desprenden del estudio de los nuevos yacimientos neógenos examinados, así como de la revisión de tipos efectuada en este trabajo, alteran poco las ideas actuales acerca de la taxonomía y filogenia de los pelobátidos, tal como han sido desarrolladas fundamentalmente por ESTES (1970a). Es necesario, sin embargo, modificar algunos puntos a la luz de los nuevos descubrimientos.

Como ya hemos visto, nos parece que debe eliminarse a "Miopelobates" del contexto de esta familia, por tratarse de un discoglósido (ver también capítulo IV), así como al pelobátido de Hoogbutsel de su posible consideración como Pelobates, pues no aparece en las muestras examinadas de esta localidad (sólo Eopelobates). Por el contrario, incluimos en esta familia a Zaphrissa eurypelis, forma que en nuestra opinión es un pelobatino y probablemente incluible en el mismo género Pelobates.

Otras precisiones secundarias afectan a la temporalidad. Para ESTES (1970a), basado aparentemente en la cita de Hoogbutsel de HECHT y HOFFSTETTER (1962), la separación de las líneas filogenéticas conducentes a los actuales Pelobates syriacus/ P. fuscus de una parte y P. cultripes de otra es un fenómeno del Oligoceno inferior. Esta época es en nuestra opinión demasiado antigua, dado que el mencionado yacimiento belga carece de Pelobates, y considerando a Zaphrissa como un miembro primitivo del género Pelobates.

En los restantes aspectos nuestros datos no contradicen en absoluto las conclusiones de ESTES (1970a). En el gráfico de la página siguiente se presentan éstas, con las modificaciones antes mencionadas, acoplado a una escala de tiempos absolutos, y con la adición de los nuevos restos de Pelobates europeos. Otras divergencias, que afectan a biogeografía, se-

ESQUEMA FILOGENÉTICO. PELOBATIDAE.



★ *Pelobatinae*
★ *eopelobatinae*

rán discutidas más adelante.

Tres grupos aparecen pues nétamente diferenciados: Megophryinae, Pelobatinae y los extintos Eopelobatinae, si aceptamos la proposición de ŠPINAR (1972) de considerar como subfamilia independiente a estos últimos. No existe dificultad morfológica alguna que permita dudar de un origen común, por lo que la familia, con esa amplitud, parece monofilética. Eopelobates presenta rasgos comunes con cada uno de los restantes grupos, e igualmente caracteres propios (ESTES, 1970a; SPINAR, 1972). La separación de las líneas de Megophryinae y Eopelobatinae es un evento claramente mesozoico, según sugieren los restos de ? Eopelobates del Cretácico terminal norteamericano (ESTES, 1970a; ESTES y REIG, 1973). El origen familiar, en opinión de SAVAGE (1973), se puede datar teóricamente en el Jurásico medio o superior.

El origen de los pelobatinos es sin embargo un suceso ya cenozoico (ESTES, 1970a), existiendo suficientes argumentos morfológicos, en adición a diversos rasgos intermedios de Macropelobates (Oligoceno inf-med. de Mongolia), para considerar a las formas norteamericanas y europeas en la misma subfamilia. Una discusión detallada de esta filogenia puede encontrarse en ESTES (op. cit.).

.2- Biogeografía.

Esta familia, en su distribución tanto actual como fósil, se presenta como holártica, lo que unido a su probable época de origen (Jurásico medio o superior; SAVAGE, 1973) y a su primer registro cretácico, hacen de ella un grupo claramente laurásico.

Los Megophryinae, subfamilia primitiva adaptada fundamentalmente a un entorno tropical y secundariamente a condiciones moderadas de montaña, carece hasta el momento de registro fósil, siendo su distribución actual exclusivamente sudasiática. Su historia biogeográfica es pues casi totalmente desconocida.

Como hemos visto, Eopelobates se conoce hasta el Oligoceno inferior en Norteamérica, y con seguridad desde el Eoceno medio europeo. Las pocas faunas batracológicas estudiadas en Europa de edad anterior al Eoceno no permiten descartar la posibilidad de que Eopelobates estuviera presente. Si no es así, como sugiere ESTES (1970 a) basado en la existencia de grandes mares epicontinentales laurásicos durante el Cretácico terminal y la mayor parte del Paleoceno, la bien demostrada existencia de comunicación directa e intercambio faunístico entre Norteamérica y Europa en el Eoceno inferior (HARTENBERGER, 1973) debe considerarse claramente como la época de inmigración de Eopelobates. En adición a las dos líneas filogenéticas descritas por ESTES (1970 a), ya hemos indicado la existencia de muchos otros restos del género (material desarticulado), probablemente correspondientes a las especies definidas bidimensionalmente, con lo que la longevidad del género se amplía notablemente. En Europa, Eopelobates está presente desde el Eoceno medio hasta probablemente el fin del Plioceno, tal como hemos indicado en el diagrama filogenético mediante la adición de una línea de Eopelobates sp., basada en observaciones personales a excepción de las dos citas pliocenas.

Con respecto a los pelobatinos, que constituyen el total de las formas actuales de la familia en Europa, nuestra interpretación biogeográfica se atiene a las líneas siguientes:

1- A pesar de que los pelobátidos son abundantes en el Paleógeno europeo, no existe ningún resto fósil de la subfamilia Pelobatinae hasta el yacimiento de Rott (Alemania), si se acepta nuestra interpretación de Zaphrissa eurypelis como miembro de este grupo. La edad de Rott es discutida, pues WESTPHAL (1958) lo considera Oligoceno medio, mientras que la atribución clásica (más probable) es la de Mioceno inferior, tal como indica entre otras cosas la presencia del lagomorfo Titanomys visenoviensis, sólo conocido en el "Aquitaniense" (N. LÓPEZ, com. personal). TOBIEN (1974) establece su edad en la MN 0.

2- Esta ausencia paleógena, unido a la existencia de verdaderos pelobatinos ya en el Oligoceno inferior norteamericano (Scaphiopus) y límite Oligoceno inferior-medio de Mongo-

lia (Macropelobates), nos lleva a pensar que el grupo en cuestión no puede considerarse como autóctono en nuestra región.

3- La época posible de inmigración, por los datos disponibles del registro fósil, corresponde estrechamente en temporalidad con el cierre del Mar de los Urales, que produce un amplio intercambio faunístico con Asia. Este cierre, definitivo a partir del Oligoceno superior (POMEROL, 1973), tuvo una fase anterior de corta duración en el límite Oligoceno inferior-Oligoceno medio, causante en parte de la llamada "grande coupure" faunística europea (HARTENBERGER, 1973; LÓPEZ y THALER, 1974).

4- En cual de las dos fases de tránsito se produjo la entrada de los pelobatinos es cuestión que requiere para su dilucidación el hallazgo de más fósiles o la delimitación al menos de la edad precisa del yacimiento de Rott.

5- Tal como anticipó ESTES (1970a), el origen de las especies europeas actuales parece ser un evento miocénico, periodo en el que ŠPINAR (1976a) cita Pelobates fuscus y P. transcaucasicus (:syriacus). Otros restos de esta última especie cita SPINAR (op. cit.), y hemos descrito también anteriormente, para el Plioceno. Por desgracia, el Pelobates presente en el Turoliense ibérico no puede ser clasificado a nivel específico, y bien pudiera tratarse (como sugiere su robustez) del mismo P. cultripes.

6- El registro pliopleistocénico de Pelobates sugiere una regionalización en Europa a nivel específico, y que paraleliza la actual: P. cultripes en la Península Ibérica y P. syriacus en el Este del continente, P. fuscus más al Norte (MLYNARSKI, 1962), situación sólo ligeramente transformada por los eventos cuaternarios.

7- El origen de la forma marroquí, P. varaldii, muy cerca no morfológicamente a la especie ibérica P. cultripes, debe suponerse como una emigración muy tardía (Mesiniense o hasta quizás Pleistoceno inferior), pues los pelobátidos no están

representados en la rica fauna batracológica del Mioceno medio de Marruecos (Beni-Mellal; MN 7; VERGNAUD-GRAZZINI, 1966).

8- Al igual que en la actualidad, parece existir una regionalización en la Península Ibérica durante el Pleistoceno. Pelobates cultripes está presente en el Pleistoceno medio de Arganda (Madrid), pero no en la fauna casi sincrónica de Atapuerca (Burgos), ni en ningún yacimiento del Pleistoceno superior de la cornisa cantábrica.

CAPITULO VII.

FAMILIA PELODYTIDAE.

CAPITULO VII.- FAMILIA PELODYTIDAE.

1- INTRODUCCIÓN.

A pesar de que las únicas formas vivientes con que cuenta este grupo habitan Europa, es sorprendente el grado de desconocimiento existente sobre estos animales, de los que ciertamente sabemos mucho menos que sobre cualquier otro anuro de la fauna europea. Una revisión al respecto del Zoological Record proporciona un escasísimo número de estudios sobre el tema, muchos de los cuales son además en gran manera banales a nuestros objetivos, pues se refieren a aspectos no comparativos de biología fundamental (que se suponen aplicables en principio a todos los anuros y aún a todos los vertebrados), o a muy ligeras ampliaciones de la distribución geográfica conocida. Se carece pues por el momento de muchos datos de índole ecológica, etológica, de variabilidad, y aún de los anatómicos básicos.

Por otra parte y paradójicamente, las especiales tendencias evolutivas de este grupo, como explicaremos más adelante, le hacen merecedor del más alto interés científico, por lo que no dudamos en afirmar que su estudio neontológico en profundidad es actualmente el más prometedor de cuantos pudieran emprenderse en España.

2- DIAGNOSIS OSTEOLÓGICA.

La aceptación de la familia Pelodytidae como taxón válido, o su inclusión por el contrario como subfamilia en los pelobátidos, ha sido y es actualmente materia de controversia. Este aspecto será discutido detalladamente en la sección 7- de este capítulo, pero podemos anticipar aquí que no es posible con los datos de que se dispone el favorecer de forma clara ninguna de las dos posturas. Puede probarse de una parte que los pelodítidos están notablemente más cerca de los pelobátidos que de cualquier otro grupo de anuros; pero muestran por

otra parte, en morfología y en tendencias y estrategia evolutiva, una marcada diferencia con respecto a cualquier subfamilia de pelobátidos, así como al conjunto de todas ellas. Como veremos, nos inclinamos actualmente por su consideración como familia independiente, por lo que está justificado el ofrecer una diagnosis a ese nivel.

La diagnosis que se presenta está extraída básicamente de LYNCH (1973), al igual que otras de esta tesis, aunque en este caso ha habido necesidad de corregir bastantes de sus aspectos. Como en las demás ocasiones, excluimos los caracteres no susceptibles de comparación con el registro fósil.

Características.

- 1- Ocho vértebras presacras.
- 2- Paraesfenoides con alas laterales, aunque menos anchas que el proceso medial.
- 3- Sacro no fusionado al urostilo.
- 4- Centra vertebrales procélicos; discos intervertebrales libres en subadultos.
- 5- Cótilos del atlas del tipo II o I.
- 6- Diapófisis sacras muy ensanchadas.
- 7- Urostilo sin procesos transversos.
- 8- Sin costillas en adultos o subadultos. Procesos transversos de las vértebras presacras anteriores alargados.
- 9- Procesos transversos de las vértebras presacras posteriores cortos, finos y dirigidos muy hacia delante.
- 10- Arcos neurales imbricados.
- 11- Cintura escapular arcífera.
- 12- Escápula parcialmente solapada por la clavícula en el sector anterior.
- 13- Fórmulas falangeales 2-2-3-3 y 2-2-3-4-3.
- 14- Fusión en toda su longitud del tibial y fibular.
- 15- Tres tarsales.
- 16- No reducción del número de huesos craneales.
- 17- Maxilar dentado.
- 18- Articulación sacrourostilar en situación intermedia mono-bicondilar.

- 19- Urostilo carente de cresta dorsal y de crestas laterales longitudinales.
- 20- Arco neural de la primera vértebra postsacra globoso.
- 21- Escápula muy corta y provista de cresta en el margo anterior.
- 22- Cráneo no ornamentado.

Con respecto a la lista original (LYNCH, 1973), se han efectuado las correcciones y adiciones siguientes:

- Eliminación del carácter "fusión del atlas a V_2 ".
- Sustitución de la tipología intercotilar del atlas de III/II por la II/I.
- Urostilo sin procesos transversos y no con ellos.
- Adición al carácter número 2 de la condición de "alas menos anchas que el proceso medial".
- Adición al carácter número 9 de la condición de "finos y dirigidos muy hacia delante".
- Sustitución de la condición monocondilar en la articulación del sacro con el urostilo por la de intermedia entre las condiciones mono y bicondilar.

Estas correcciones serán justificadas más adelante. Con respecto a la lista original (LYNCH, op. cit.), se han añadido los caracteres 19 a 21.

3- FORMAS VIVIENTES.

La familia Pelodytidae tiene actualmente sólo dos especies, que se agrupan en un único género.

Familia Pelodytidae (Cope, 1866), sensu Taylor, 1941.

Género Pelodytes Fitzinger, 1838

P. punctatus (Daudin, 1802).

Habita la Península Ibérica (distribución interna muy mal conocida), Francia, Belgica, Luxemburgo (en parte), y sector noroccidental de la Italia continental.

P. caucasicus Boulenger, 1896.

Pelodytosia caucasica, descrita por NIKOLSKI (1896) debe considerarse una sinonimia de P. caucasicus fide BOULENGER (1896). Transcaucasia, frontera ruso-turca. Ver DAREVSKI et alii (1971).

4- FORMAS FÓSILES DESCRITAS.

.1- Fósiles terciarios.

Se conocen únicamente dos formas de edad prepleistocénica:

PROPELODYTES WAGNERI WEITZEL, 1938.

1938	<u>Propelodytes wagneri</u> .	Weitzel.
1941	<u>Propelodytes wagneri</u> .	Kuhn.
1949	<u>Propelodytes</u> .	Schaeffer.
1955	<u>Propelodytes wagneri</u>	Tobien (fide Kuhn, 1960).
1960	<u>Propelodytes wagneri</u>	Kuhn.
1962	<u>Propelodytes wagneri</u>	Kuhn.

1963	<u>Propelodytes</u>	Hecht.
1971	<u>Pelodytes wagneri</u> .	Kuhn. (***)

Los datos básicos de esta forma, según la descripción original (WEITZEL, 1938), que nunca ha sido revisada, son:

Yacimiento: Messel, cerca de Darmstadt (Alemania).

Edad: Eoceno (Luteciense medio).

Holotipo y material atribuido: Sammlung des Hessischen Landesmuseums, Darmstadt. Restos articulados.

"Criterios genéricos ** : Vértebra sacra procélica, procesos transversos muy anchos. Urostilo articulado al sacro. Calcáneo y astrágalo fusionados en el final distal; sin embargo en el sector medio no tan desarrollada como en el caso de los elementos de la pierna* (los Pelodytes actuales tienen fusión perfecta en los huesos del tarso proximal)".

"Diagnosis: Propelodytes wagneri n. g. n. sp. es una forma esbelta, comparable con Pelodytes caucasicus Boulenger; su cráneo es más ancho que el de Pelodytes caucasicus. Mediante la técnica de estirar las patas a lo largo de los lados del cuerpo, se encuentra que la articulación tibio-tarsal sobrepasa el morro (Pelodytes la articulación alcanza el mismo nivel que el morro). Las falanges distales de los dedos son puntiagudas".

Algunos otros rasgos notables, dados en la descripción (WEITZEL, op. cit.) son: Cráneo no ornamentado. Maxilar dentado. Sacro no fusionado al urostilo. Carencia de costillas. Cintura escapular arcífera. Tibiofíbula muy larga en comparación al fémur. Calcáneo más robusto que el astrágalo.

* Tibiofíbula.

** Agradecemos la traducción al inglés debida a Steve Brown.

*** Quizás por error, pues atribuye el género Pelodytes a Weitzel 1938.

Aunque no se cita explícitamente en el texto (WEITZEL, op. cit.), se aprecia en la fotografía bastante claramente que las diapófisis sacras están menos ensanchadas que en Propelodytes punctatus.

No nos ha sido posible estudiar directamente este material, ni por otra parte se ha publicado revisión alguna del mismo. Unicamente HECHT (1963), quien pudo estudiar directamente estos especímenes, comenta muy brevemente la pobre conservación y la dificultad de observar los caracteres descritos, por lo que indica que la posición sistemática de esta forma no está ni mucho menos clara.

Si nos atenemos a los caracteres descritos por WEITZEL (1938), no se desprende de forma obvia, ni es posible concluir inequívocamente, que la atribución familiar sea correcta. Al respecto debe resaltarse la ambigüedad con que se describe el grado de fusión del tibial con respecto al fibular ("que no es tan perfecta como entre los elementos de la tibia-fíbula"), siendo este carácter un criterio decisivo. SCHAEFFER (1949) interpreta el texto y otras notas en WEITZEL (op. cit.) como que tibial y fibular no están fusionados medialmente, con lo que serían iguales a la inmensa mayoría de los anuros.

Buscando otras posibilidades de atribución familiar, puede desecharse la consideración de Propelodytes como Hírido, por la forma no especializada de sus falanges terminales. Sin embargo, no es posible desechar su pertenencia a los microhiloideos (incluyendo Phrynomeridae) a no ser probando la fusión del tarso proximal**, pues a pesar de la afirmación de WEITZEL (op. cit.) no es posible con el material totalmente articulado, por él fotografiado el determinar el tipo procélico del sacro. La asociación de las restantes características sí permite en cambio desechar su pertenencia a cualquier otra familia

** Observaciones personales inéditas nos permiten afirmar la presencia de forma inconfundible de este grupo en el Oligoceno inferior europeo.

del terciário europeo.

Es evidente por lo tanto que esta disyuntiva en su atribución familiar (Pelodytidae versus Microhylidae-Phrynomeridae) no puede dilucidarse sin una revisión directa del material. Sin embargo, y dentro de la hipótesis de que se trate efectivamente de un pelodítido, Propelodytes se separa bien de otras formas, y coincidimos con WEITZEL (op. cit.) en que Pelodytes caucasicus es la forma más similar.

MIOPELODYTES GILMOREI TAYLOR, 1941.

- 1941 Miopelodytes gilmorei. Taylor.
- 1949 Miopelodytes. Schaeffer.
- 1960 Miopelodytes gilmorei. Kuhn.
- 1962 Miopelodytes gilmorei. Kuhn.

Esta forma procede del yacimiento del Mioceno medio de Elko Shales (Nevada, EE.UU.), y fué descrita por TAYLOR (1941). Los restos son articulados. Material adicional está siendo actualmente estudiado por el Dr. T. CAVENDER (Ohio State University), quien amablemente nos ha proporcionado información inédita al respecto (CAVENDER, com. epist., 1976).

La diagnosis original de Miopelodytes (TAYLOR, 1941: 61) es como sigue (la numeración es nuestra):

"Characterized by (1) the absence of free ribs; (2) eight presacral vertebrae; (3) sacral vertebrae with greatly widened diapophyses, presumably (4) free from coccyx; (5) epiphyses of long bones cartilagenous; (6) Coccyx apparently composed of more than a single element; (7) proximal tarsals fused into a single bone; (8) Prehallux absent.

Los caracteres (1), (2) y (5) son excesivamente frecuentes en todo el Orden para que sean de especial utilidad diagnóstica; sin embargo los restantes, en unión a otros dados en

la descripción, si permiten situar esta forma dentro de los Pelodytidae.

Otros caracteres de interés para nosotros, y tomados del trabajo original (TAYLOR, op. cit.), son: Ausencia de ornamentación craneal; fusión de V_1 con V_2 ; diapófisis sacras ensanchadas y con el borde lateral externo curvado**; procesos transversos de las vértebras presacras posteriores finos y dirigidos hacia delante. Con respecto al urostilo afirma que "There is a partial separation of the anterior part of the urostyle as if it were composed of a more or less separate vertebra and a urostyle".

Respecto al último carácter, el Dr. CAVENDER nos confirma que la descripción de TAYLOR (1941) es válida según su material. Nuestra interpretación del hecho, según se discutirá en la sección 6-, recae en considerar una persistencia hasta estadios relativamente avanzados de un hipocordio individualizado.

En resumen, Miopelodytes debe considerarse claramente como Pelodytidae, y aceptarse además su validez como género independiente de Pelodytes. A pesar de que cuando fué descrito por TAYLOR (op. cit), éste no conocía la existencia de Propelodytes (WEITZEL, 1938), ambas formas son asimismo diferenciables.

.2- Fósiles pleistocénicos.

La cita pleistocénica más antigua*se basa en escasos restos de Pelodytes cf. punctatus en el Pleistoceno medio de Abimes de la Fage (Francia; RAGE, 1972), que no constituyen sorpresa alguna desde los puntos de vista taxonómico o biogeográfico.

** Aunque no se cita explícitamente, el ensanchamiento es menor que en Pelodytes punctatus.

* Y única hasta donde tenemos noticias.

5- FORMAS FÓSILES INÉDITAS NO ESPAÑOLAS.

Además de nuestra sugerencia ya expresada (ver capítulo IV, sección 3-) de que es posible la presencia de este grupo en el yacimiento checo de Devínska Nová Ves (Neudorf; MN 6), hemos podido constatar la presencia inequívoca de esta familia en el yacimiento de La Grive M (Francia; MN 7). Al estar este yacimiento, al igual que otros muchos de aquel país, en periodo de estudio por la Dra. C. Vergnaud-Grazzini (París), no incluiremos descripción alguna, señalando únicamente que esta forma no modifica en absoluto ninguna de nuestras conclusiones o modelos.

No se han encontrado restos atribuibles a esta familia en ningún otro yacimiento no hispánico examinado en este trabajo, por lo que como veremos es sorprendente la relativa alta frecuencia de aparición del grupo en el Neógeno español.

6- PELODÍTIDOS DEL TERCIÁRIO ESPAÑOL.6.1- Navarrete del Rio (Teruel).Edad: MN 3 a o quizás 2 b (MEIN, 1975).Material: Colección R. ADROVER.

Húmeros: Derecho (1).

Izquierdo (1).

Tibial-fibular (1).

Descripción.Húmeros.

Se conservan únicamente dos fragmentos distales, uno izquierdo correspondiente a un individuo hembra, y uno derecho juvenil.

Cóndilo distal pequeño pero bien esférico; epicóndilo ulnar, mayor que el radial, alcanza casi el nivel posterior de la eminentia. Presencia de fossa cubitus ventralis, lateralmente no delimitada. Estos huesos son muy pequeños y esbeltos, con aparentemente poco incurvamiento de la diáfisis.

<u>Medidas</u> :	<u>' DER ' IZQ '</u>
Anchura máxima crestas distales.	0.99 1.52
Diámetro antero-posterior de la eminentia capitata	0.75 1.21

Tibial-fibular.

Solamente un fragmento central. Ambos huesos están fusionados en toda su longitud. La situación del foramen nutritium y las secciones transversales de ambos huesos indican claramente que no se trata de una tibiofibula. Anchura central máxima 0.79.

Interpretación.

La presencia de un tibial-fibular con fusión de ambos huesos en toda su longitud, siendo además esbelto, permite atribuir los restos a la familia Pelodytidae, pues los únicos anuros con tal condición aparte de éstos son los Centrolénidos, familia sudamericana muy diferente en otros muchos caracteres (incluidos los humerales). Según detallaremos en la sección siguiente, la atribución a los Pelodytidae es inequívoca.

Tanto los húmeros como el tibial-fibular concuerdan en todo con los aparecidos en la muy numerosa muestra de Escobosa de Calatañazor, por lo que deben ser incluidos en el género Pelodytes, siendo además más probable su pertenencia a la especie de ese yacimiento que al viviente P. punctatus o P. caucasicus, según sugiere la morfología (con sector central relativamente ancho) del tibial-fibular. Los restos son sin embargo muy escasos, por lo que la denominación debe quedar como Pelodytes cf. arevacus.

6.2- Escobosa de Calatañazor (Soria).

PELODYTES Fitzinger, 1838.

PELODYTES AREVACUS nov. spec.

Derivatio nominis: Alude a la tribu ibera que habitó la región del yacimiento con anterioridad a la conquista romana.

Localidad: Escobosa de Calatañazor I (Soria), brecha en fisura kárstica in situ, ver LÓPEZ, SESÉ y SANZ (en prensa).

Edad: Mioceno medio, MN 7 u 8 (MEIN, 1975); ver SESÉ y LÓPEZ (en prensa).

Holotipo: Colección Instituto "Lucas Mallada" (C.S.I.C.) (ILM); ESC-A-1, atlas.

Paratipos: ILM; ESC-A-2, tibialfibular derecho; -3 sacro; -4, escápula izquierda; -5, urostilo; -6, húmero izquierdo.

Material referido: Además de la serie tipo, se conserva en la misma localidad, nivel y colección, el siguiente material:

Premaxilares (2).
 Maxilares (1).
 Atlas (3).
 Vértebras rango V₃₋₄ (3).
 Vértebras rango V₅₋₈ (14).
 Centra vertebrales (9).
 Arcos neurales (6).
 Sacros (9).
 Urostilos (10).
 Escápulas (4).
 Coracoides (9).
 Ilia (54).

Isquiones (2).
 Húmeros (117).
 Radio-ulnas (42).
 Fémures (2).
 Tibiofíbulas (14).
 Tibial-fibulares (20).

Escobosa de Calatañazor O (fisura no in situ). Colección ILM :

Esfenetmoides (1).
 Urostilo (1).
 Escápula (1).
 Húmeros (2).
 Ilia (3)

Escobosa de Calatañazor G-2 (fisura in situ # 2). Colección ILM :

Vértebra rango V_{5-8} (1).

Diagnosis:

Pelodítido caracterizado por la asociación de los caracteres siguientes: Atlas no fusionado a V_2 ; sacro con diapófisis muy ensanchadas, alargadas posteriormente y con bordes laterales rectos; urostilo con articulación al sacro intermedia mono-bicotilar, pero tendente a la segunda condición, y persistencia al menos hasta estadios finales de la metamorfosis de un remanente hipocordal en forma de "proceso odontoideo"; escápula corta con cresta anterior poco elevada y leve tuberosidad; tibial-fibulares fusionados perfectamente entre sí y con sector medio relativamente ancho.

Diagnosis diferencial:

Especie diferenciable de las otras formas de la familia por al menos las características siguientes: De Propelodytes wagneri por la fusión perfecta del tibial-fibular, su mayor robustez relativa y el mayor ensanchamiento y alargamiento posterior del sacro. De Miopelodytes gilmorei por la carencia de

fusión atlas- V_2 , sacro más alargado posteriormente y de bordes laterales rectos, y menor robustez especialmente del tibial-fibular y urostilo. Se diferencia igualmente de Pelodytes caucasicus, forma más esbelta, por la carencia de fusión de V_1 - V_2 y el alargamiento y borde recto de las alas sacrales. Diferenciable de Pelodytes punctatus, con quien muestra la máxima similitud, por la ausencia de fusión atlas- V_2 , morfología del margo anterior de la escápula (con la cresta anterior y tuberculo menos desarrollados), mejor acentuación de la condición bicotilar del urostilo dentro de su grado intermedio, diferenciación hasta estadios tardíos de un "proceso odontideo" urostilar, y mayor robustez (anchura central) del tibial-fibular.

Descripción.

El material a describir se encuentra representado en la Lámina F 6 , y en las láminas gráficas 7.1, 7.2 y 7.3. La numeración de estas tres últimas es consecutiva, por lo que sólo indicaremos el número de la figura en cuestión.

Ilion. Lámina F 6, fig.10,11,12,14,15 y 16.

Lámina 7.3, fig. 44 a 49.

Se conservan en la muestra 21 fragmentos proximales izquierdos y 33 derechos.

Pars ascendens muy corta y triangular; sínfisis en forma sigmoide. Carecen de tuber superius, crista dorsalis, tuber interiliaco y fossa supracetabularis. Pars descendens poco desarrollada. Borde dorsal del acetábulo bajo, quedando así imperfectamente delimitado con respecto a la pars ascendens. Pars cilindriformis arqueada en su sector proximal; presentando dorsalmente, en su zona de unión con la pars ascendens, un surco muy poco marcado. Aunque nunca profundo, este surco aumenta con la talla.

Estos ilia son típicamente "pelobatoides", y muy simila-

res a los de Pelodytes punctatus (fig. 50). Al igual que en la familia Pelobatidae (ver capítulo VI), es de preveer que la morfología tridimensional de los ilia sea muy constante en todos los pelodítidos.

Se observa una variación bastante acusada en el grado de desarrollo de la pars descendens, cuya superficie parece aumentar relativamente con relación al tamaño. La pars ascendens en cambio se muestra en sus proporciones notablemente constante, con una ligera convexidad en su borde dorsal.

Al ser material desarticulado, estos ilia no son susceptibles de comparación con Propelodytes o Miopelodytes.

Escápulas. Lámina F 6, fig. 27 a 31; fig. 27, paratipo. Lámina 7.2, fig. 40, 41 (paratipo) y 43.

En adición al paratipo se conservan dos escápulas derechas y dos izquierdas.

Estas piezas son muy cortas, del mismo patrón básico que las de los discoglósidos, pero no que los pelobátidos. Presentan una cresta en el margo anterior y un rudimento de tubérculo en la unión de esa cresta con la pars acromialis. Esta cresta anterior está mucho menos desarrollada en su sector más cercano al margo suprascapularis. Pars acromialis y glenoidalis ámpliamente separadas por un sinus interglenoidalis totalmente abierto.

La tuberosidad de la cresta anterior, aunque mucho menos desarrollada que la de Pelodytes punctatus, permite diferenciar estas escápulas de las de Alytes o Discoglossus, que por lo demás son casi idénticas. El sinus interglenoidalis es mayor que en P. punctatus. En dos ocasiones las piezas han aparecido con fractura del proceso de la pars glenoidalis pero no del resto. En la lámina 7.2, fig. 42 se presenta una escápula de P. punctatus, seleccionada por ser la pieza de nues-

tro material de comparación con mejor desarrollo del tubérculo anterior.

<u>Medidas.</u>	'	1*	'	2	'	3	'	4	'	3-4**	'
<u>Hueso.</u>											
1***		1.48		1.84		1.81		1.05		0.76	
3		1.24		1.57		----		----		0.71	
4		1.54		----		----		----		----	
\bar{x}		1.42		1.70		1.81		1.05		0.74	

Atlas. Lámina F 6, fig. 33 y 34 (Holotipo).
Lámina 7.1, fig. 15 a 20; 15 y 16, holotipo.

Se conserva un total de cuatro ejemplares. Las cavidades cotiloides son alargadas y estrechas, separadas por un espacio intercotilar neto. El atlas no está fusionado a la vértebra siguiente, presentando en los casos observables un cóndilo posterior bastante aplanado y postzigapófisis.

El centrum está aplanado, y a veces se desarrolla una ancha depresión central en la cara ventral, que en un caso (el de menor tamaño) llega a alcanzar la muesca intercotilar. Es muy posible que la presencia de esta depresión constituya un carácter juvenil.

La diferencia más notable con respecto a Pelodytes punctatus y Miopelodytes gilmorei estriba en la no fusión a la V_2 . Este carácter puede argüirse que sólo representa una condición juvenil, puesto que la gran mayoría de la muestra de Escobosa debe considerarse claramente como subadulto. Sin embargo, el atlas de mayor tamaño conservado presenta asimismo un

*** Paratipo.

** 3-4 indica una sustracción, pero puede ser medida independientemente en el ejemplar.

* Los números corresponden a las medidas descritas en el capítulo II.

cóndilo posterior libre. Es posible asimismo que la condición de fusión sea variable en las especies vivientes de Pelodytes, pues por desgracia no se han podido emprender estudios de variabilidad al respecto. Con todo, y en muestras poco numerosas de P. punctatus, se ha observado siempre la fusión. El carácter es desconocido en Propelodytes.

Medidas.

Medida.	1*	2	3	4	\bar{x}
Anch. cotilo.	1.19	1.06	1.41	----	1.22
Anch. interco-tilar.	0.78	0.33	----	----	0.56
Alt. cotilo.	1.02	0.81	1.17	----	1.00
Long. centrum.	1.70	1.11	2.05	1.93	1.70

Vértebras presacras. Lámina F 6, fig. 32 y 35.
Lámina 7.2, fig 37.

Los rangos de estas vértebras se han determinado por analogía con Pelodytes punctatus. En esta especie viviente los procesos transversos de V_2 se dirigen algo hacia delante, los de V_3 y V_4 son grandes y perpendiculares al eje de la columna, mientras que en V_{5-8} están dirigidos hacia delante de forma muy acusada, pasando por debajo de las prezigapófisis.

Rango V_{3-4} .

Se conservan tres elementos atribuibles a este sector de la columna. Centra procélicos muy anchos y planos. El ápice de la neurapófisis alcanza justo el nivel de las postzigapófisis. Carecen de costillas y son muy similares a las de Pelodytes punctatus.

* Holotipo.

Rango V₅₋₈.

Se conservan 14 fragmentos (ej. fig. 37) con centra y arcos neurales. Centra muy planos; procesos transversos muy finos, cilíndricos y pasando bajo las prezigapófisis. Estas vértebras son perfectamente concordantes con las de P. punctatus, siendo muy notable su similitud (excepción la condición procélica) con las del discoglósido Bombina.

Rango no determinado

Se conservan además fragmentos de 9 centra y 6 arcos neurales deteriorados, pero sólo atribuibles a esta especie entre todos los anfibios del yacimiento.

Sacros. Lámina F 6, fig. 20 y 22 (paratipo).
Lámina 7.2, fig. 35 y 36 (paratipo), 38 y 39.

Se conserva un total de 10 elementos fragmentados.

Diapófisis sacras muy ensanchadas, de bordes laterales rectilíneos, y extendiéndose mucho anterior y en especial posteriormente. Este patrón diapofisario es muy similar al de Pelodytes punctatus y diferencial con respecto al de Miopelodytes y en menor medida Propelodytes y Pelodytes caucasicus, que presentan menor alargamiento posterior y bordes curvos.

El centrum es de forma cuadrangular, con dos cóndilos posteriores casi totalmente fusionados entre sí, aunque más claramente diferenciados que en P. punctatus. Ventralmente aparece una impresión, deprimida, en el sector distal. Esta impresión debe considerarse como claramente asociada al proceso "odontóideo" del urostilo. Los arcos neurales son casi lisos, y carentes de la pequeña neurapófisis rudimentaria de P. punctatus.

Prezigapófisis redondeadas. Cótalo anterior de sección

oval, alargada transversalmente.

Medidas.

Hueso #	'Anch. post. máxima centrum	' Long. máxima centrum
1*	0.81	0.91
2	1.06	1.27
3	1.18	----
4	1.19	1.57
5	1.06	1.35
6	1.08	1.39
7	0.97	1.26
9	1.01	1.31
10	0.91	1.34
\bar{x}	1.03	1.30
S	0.122	0.185
V	11.8	14.2

Urostilos. Lámina F 6, fig. 21 (paratipo)
Lámina 7.2, fig. 21 a 24, 26 a 31, 33 y 34.

Se conservan en total 11 fragmentos. La articulación al sacro se realiza mediante dos cavidades cotiloides. Estas cavidades no están individualizadas, presentando una banda muy ancha de coalescencia y continuidad articular. La muestra no varía al respecto, y puede definirse claramente como una situación intermedia entre la mono y bicotilaridad. Pelodytes punctatus tiene una condición muy similar, y en la muestra examinada tampoco varía, como veremos en la sección 7-.

El arco neural de la primera vértebra postsacra presenta dos globosidades laterales, al igual que en los otros miembros de la familia donde la situación es observable (P. punctatus).

* Paratipo.

tatus, P. caucasicus y Miopelodytes), no habiendo sido observada esta peculiaridad en ningún otro anuro.

En el extremo anterior, y ventralmente, se desarrolla un "proceso odontoideo" (*) en forma de lengüeta (ver por ejemplo fig. 27), que aunque roto en la mayoría de las piezas, presenta sin embargo al menos su base en todos los elementos que conservan la zona.

El tamaño del arco neural de la primera vértebra postsacra es muy variable. Estos urostilos carecen de cualquier tipo de crestas (dorsal o laterales longitudinales), y presentan un foramen neural final en el tercio posterior.

En la muestra se han presentado dos casos que deben considerarse como patológicos (fig. 24 y 28). En uno de ellos, el arco neural de la primera vértebra postsacra queda dorsalmente bien individualizado con respecto al resto, y se aprecia además que la segunda vértebra postsacra adquiere en su arco neural la típica morfología de la primera, existiendo entre ambas una zona en la que la médula espinal debió quedar sin la normal cubierta ósea dorsal (fig. 24). En el segundo caso se aprecia una línea de sutura del arco neural de la primera vértebra postsacra con respecto a las siguientes.

Las diferencias más notables con respecto a Pelodytes punctatus residen en la mayor individualización de los cotilos y en la presencia de un "proceso odontoideo". El primer carácter es únicamente de grado, y quizás pueda reflejar sólo una diferencia de edad. Sin embargo, debe resaltarse al respecto que la variación observada no es muy grande, pues aunque los grados de aplanamiento y ensanchamiento muestran grandes diferencias, la indicación de bicotilaridad es permanente.

(*) Término útil a fines descriptivos y sin implicación de homología.

La presencia de un "proceso odontoideo" parece constituir un carácter juvenil, pues probablemente sólo se trata de una derivación hipocordal. El hipocordio es una varilla ósea ventral del proto-urostilo de muchos anuros, que queda fusionada al sector dorsal (fundamentalmente arcos neurales) en el transcurso de la metamorfosis (ver por ej. SPINAR, 1972). En el caso de Pelodytes solapa ligeramente al centrum sacral en su cara ventral, pero desaparece en la forma adulta. Cabe suponer por lo tanto que en el caso de esta forma fósil el proceso perdura más tiempo que en los miembros vivientes del género. El proceso está perfectamente desarrollado en el material de Escobosa, incluso en piezas que son sólo ligeramente menores que el urostilo de P. punctatus actual representado (fig. 25 y 32). Por desgracia la pieza de mayor tamaño de esta especie fósil (fig. 28) no presenta observable esta región. Esperamos que un estudio de la variabilidad y del desarrollo del viviente P. punctatus permita resolver esta problemática.

Isquion. Lámina F 6, fig. 13.

Lámina 7.3, fig. 55, 56, y 58.

Se conservan dos isquiones de morfología similar a la de Pelodytes punctatus, con borde sinfisario acoplado a la peculiar curvatura sigmoide del ilium. Su longitud ventral en norma lateral es menor que la de P. punctatus (fig. 57), lo que sugiere un desarrollo púbico menor.

Coracoides.

Se conservan 9 fragmentos basales. El sector medio es rectilíneo y esbelto, apreciándose en uno de ellos el comienzo de un pequeño ensanchamiento distal (=medial). Concuerdan en lo observable con P. punctatus, pero están demasiado incompletos como para permitir una comparación de detalle.

Tibial-fibular. Lámina F 6, fig. 17 a 19, 23 a 25. (*)
Lámina 7.1, fig. 4 a 11. (**)

Se conservan reconocibles 11 fragmentos con la mitad distal completa, 9 fragmentos centrales y 1 proximal. En la lámina 7.1 se presenta una reconstrucción de este elemento, basada en la morfología de P. punctatus, también allí representado (fig. 1, 2 y 3).

El tibial y fibular de esta especie fósil, al igual que en los restantes miembros de la familia a excepción del dudoso Propelodytes, se presentan fusionados en toda su longitud. Esta peculiaridad, sólo compartida por la familia Centrolenidae, produce que este elemento recuerde estrechamente a la tibiofíbula. Las diferencias son sin embargo netas: con respecto a la tibiofíbula, el tibial-fibular es un hueso más aplanado, más ensanchado proximalmente y con distinta sección en los extremos proximal y distal. Según TRUEB (1973), y por presentar los centrolénidos esta fusión, el carácter debe ser considerado como una adaptación semiarborícola.

La especie fósil presenta para este elemento una notable similitud con Pelodytes punctatus, sin embargo es diferenciable de éste por los caracteres siguientes: proximalmente presenta un ligero mayor desnivel entre las facetas del tibial y del fibular; presencia de un foramen muy desarrollado, que atravesando casi perpendicularmente el hueso conecta con su homólogo en la cara opuesta, mientras que en P. punctatus este foramen es muy pequeño y transverso. El sector central de este elemento es además mucho más ancho proporcionalmente en la forma fósil.

** Fig. 7, paratipo.

* fig. 23, paratipo.

Este último carácter, indicador de una mayor robustez relativa, separa igualmente a esta forma con respecto a Prope-
lodytes y Pelodytes caucasicus, que son especies más esbeltas a juzgar por la fotografía y radiografía de WEITZEL (1938). Miopelodytes presenta en cambio tibial-fibulares más robustos que cualquiera de los anteriores (ver sección 7-).

Medidas.

'Anchura mínima central' (norma ventral)		'Anchura máxima proximal' (norma anterior)	
9	N	11	
0.70	\bar{x}	1.424	
0.094	S	0.190	
13.37	V	13.34	
0.55-0.81	I obs	1.20-1.88	
0.61	Paratipo.	-----	

Radio-ulnas. Lámina F 6, fig. 9.
Lámina 7.1, fig. 12.

Se conservan 42 fragmentos proximales, 20 derechos y 22 izquierdos, no apreciándose diferencias con respecto a P. punctatus, a excepción de que la forma miocena es algo menos crestiforme en el borde anterior del collum antebrachium.

Fémures.

No se ha conservado ninguno completo. Por los fragmentos reconocibles se aprecia que la crista femoris está poco desarrollada.

Tibiofibulas. Lámina F 6, fig. 26.

Se conservan reconocibles una mitad distal y 13 proxima-

les. Carecen de cresta proximal y son iguales a las de Pelodytes punctatus. Sus secciones transversas, con la forma común de la mayoría de los anuros, permiten diferenciarlas de los tibial-fibulares.

Premaxilar. Lámina F 6, fig. 37.

La muestra comprende uno casi completo y uno muy fragmentario, de ambos lados del cuerpo. Este elemento está provisto de dientes, y presenta una foseta presinfisaria y una rostral muy desarrollada.

Maxilar.

Se conserva un fragmento muy pequeño, dentado, que no permite comparación.

Húmeros. Lámina F 6, fig. 1 a 8; fig. 1, paratipo.
Lámina 7.3, fig. 51, 52 y 54 (paratipo).

En la muestra examinada se conservan 52 fragmentos distales derechos (11 de tamaño grande y con dimorfismo sexual, presumiblemente adultos) y 66 izquierdos (16 de tamaño grande).

Eminentia capitata bien esférica, de tamaño pequeño. Epicóndilo ulnar bien desarrollado, alcanzando justo el extremo distal de la eminentia capitata. Epicóndilo radial muy pequeño. Ventralmente al área de inserción de este último, la eminentia capitata presenta una depresión lateral.

Fossa cubitus ventralis presente, bien delimitada medialmente pero totalmente abierta lateralmente. Impresión olecraneana grande y alargada.

Existen individuos, sólo entre los de tamaño grande, que presentan crestas distales bien desarrolladas, mientras otros carecen de esas estructuras. Esta variación debe ser interpretada, por analogía con otros anuros y el mismo Pelodytes punctatus.

tatus, como debida a un dimorfismo sexual. Los húmeros de tamaño pequeño, sin crestas distales desarrolladas, probablemente representan a los juveniles de ambos sexos.

La morfología de estos húmeros es muy similar a la de P. punctatus. Probablemente, al igual que los Pelobatidae, los húmeros de esta familia mantengan una gran homogeneidad.

En la sección 7- se presenta un diagrama de dispersión de los húmeros de varios grupos fósiles. Como veremos, es probable que el diámetro de la eminentia capitata refleje asimismo un dimorfismo sexual.

Población	N	\bar{x}	S	V	Iobs
Derechos.					
Serie juvenil.					
- Anchura máxima crestas distales.	23	1.13	0.11	9.81	0.90 1.40
- Diámetro antero-posterior de la eminentia capitata	23	0.91	0.087	9.61	0.71 1.16
Serie grande total					
- Anch. máxima crestas distales.	11	1.89	0.174	9.17	1.61 2.18
- Diámetro ant-post. eminentia capitata	12	1.34	0.096	7.22	1.15 1.46
Serie machos.					
- Anch. máxima crestas distales.	4	2.04	0.157	7.71	1.84 2.18
- Diámetro ant-post. eminentia.	5	1.31	0.125	9.57	1.15 1.43
Serie hembras.					
- Anch. máxima crestas distales.	7	1.81	0.123	6.80	1.61 1.94
- Diámetro ant-post. eminentia c.	7	1.36	0.073	5.37	1.26 1.46

Varios.

En adición al material descrito, se conservan asimismo numerosos fragmentos muy pequeños atribuibles tanto a segmentos distales de radio-ulnas como a tibiofíbulas o tibial-fibulares. Diversos metacarpianos, metatarsianos y falanges pueden también pertenecer a esta especie, pero no es posible separarlos de forma inequívoca de los propios de otros vertebrados.

ESCOBOSA DE CALATAÑAZOR O.

Como hemos indicado en el capítulo III, esta localidad se basa en bloques no in situ del relleno kárstico anteriormente descrito.

El material es perfectamente concordante con el descrito en Escobosa de Calatañazor I, pero algunos elementos requieren comentario.

Escápula. Un elemento izquierdo. La foseta que acompaña basalmente al tubérculo de la cresta anterior está algo mejor marcado que en el material de la fisura in situ.

Húmeros. Se conserva un fragmento distal y una mitad proximal. Esta última sección no ha sido recuperada en Escobosa I, y se presenta poco arqueada y con una cresta ventral de gran tamaño. Presenta también una cresta paraventral muy rudimentaria (fig 53).

Esfenetmoides. Este hueso no se ha encontrado en Escobosa I. Sin embargo, la única pieza de Escobosa O se presenta muy deteriorada, lo que no permite su comparación.

Urostilo. (lámina F 6, fig. 40). Elemento casi completo, aunque algo erosionado. "Proceso odontoideo" no conservado.

Ilion. (Lámina F 6, fig. 43, 48 y 50.). Concuerdan per-

fectamente con los descritos para Escobosa I.

ESCOBOSA DE CALATAÑAZOR G-2.

Esta segunda fisura in situ, de la que se ha recolectado por el momento muy poco material, ha proporcionado únicamente una vértebra de rango V₅₋₈ atribuible a Pelodytes arevacus y concordante perfectamente con las descritas anteriormente.

Discusión.

A lo largo de las anteriores descripciones, en las que hemos intercalado párrafos comparativos, creemos se ha probado suficientemente la validez de Pelodytes arevacus como especie nueva. Su no inclusión en un nuevo género, así como la determinación de su relevancia para el esclarecimiento de la filogenia de los pelodítidos, será objeto de discusión en la sección 7-, una vez hayamos descrito otros restos del terciario español.

Pelodytes arevacus es con gran diferencia la especie predominante en el yacimiento, sobrepasando en cuanto a número mínimo de individuos el 90 % de los batracios presentes.

La procedencia de estos restos, para los que es necesario por analogía con el viviente P. punctatus suponer algún medio de transporte hasta la formación de la brecha, no ha sido clarificada con suficiente confianza. Se ha explicado la presencia en el yacimiento de ciertos micromamíferos como procedentes de acumulación de egagrópilas (LÓPEZ, comunicación personal. El que P. punctatus sea actualmente objeto de depredación por Tyto alba, como ha demostrado HERRERA (1973), y el gran porcentaje de individuos juveniles en la muestra de Escobosa, apoyan la hipótesis de procedencia por egagrópilas. Sin embargo, es sorprendente la ausencia de otros batracios que, como Rana, debieron habitar el área y son hoy día presa común de

este tipo de rapaces. A excepción del discoglósido, no es preciso suponer transporte secundario alguno para los restantes batracios del yacimiento. Una tal acumulación de Pelodytes es por otra parte un fenómeno al que no hemos encontrado equivalente hoy día. La muestra de Escobosa de Calatañazor es la mayor, en cuanto a abundancia, entre todas las fósiles conocidas.

LÁMINA 7.1-Pelodytes punctatus. Actual.

- Figura 1- Tibial-fibular izquierdo. Sección distal. X 6.5
- Figura 2- Tibial-fibular izquierdo. Norma ventral. X 6.5
- Figura 3- Tibial-fibular izquierdo. Sección proximal. X 6.5
- Figura 13- Radio-ulna izquierda. Norma lateral. X 6
- Figura 14- Atlas. Norma anterior. X 12.5

Pelodytes arevacus. Escobosa de Calatañazor I.

- Figura 4- Tibial-fibular derecho. Norma ventral. X 10
- Figuras 5 y 6- Tibial-fibular derecho y sección proximal. X 10
- Figura 7- Tibial-fibular derecho. ESC-A-2, para tipo. Norma ventral. X 10.
- Figuras 8 y 9- Tibial-fibular derecho y sección distal. X 10
- Figuras 10 y 11- Tibial-fibular izquierdo y sección proximal. X 10
- Figura 12- Radio-ulna izquierda. Norma lateral. X 12.5
- Figuras 15 y 16- Atlas. ESC-A-1, holotipo. Normas ventral y anterior. X 16
- Figuras 17 y 18- Atlas. Normas ventral y anterior. X 16
- Figuras 19 y 20- Atlas. Normas ventral y anterior. X 16

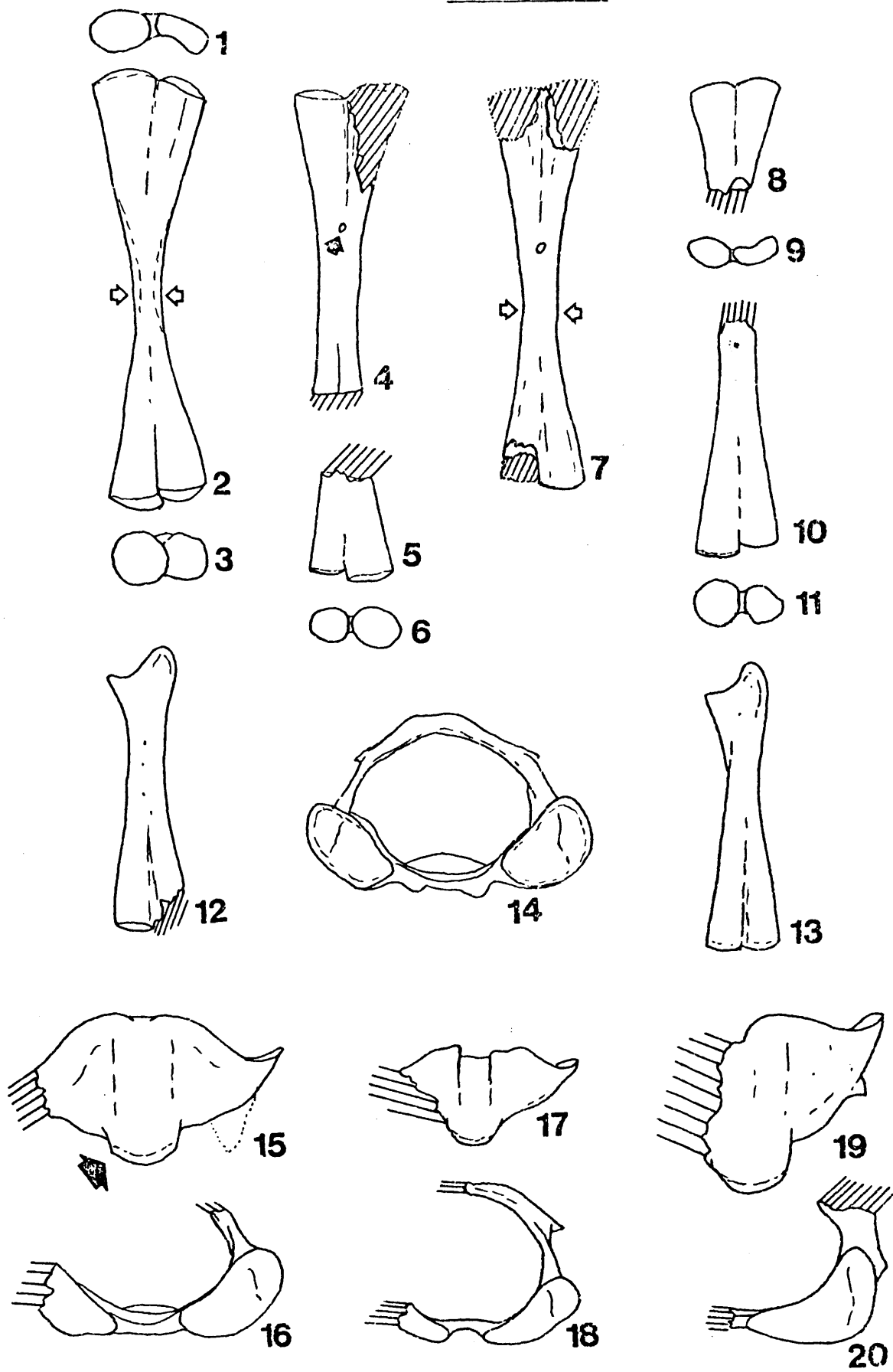
LAMINA 7.1

LÁMINA 7.2-Pelodytes punctatus. Actual.

- Figuras 25 y 32- Urostilo. Normas ventral y anterior. X 13
- Figura 42- Escápula izquierda. Norma exterior. X 12

Pelodytes arevacus. Escobosa de Calatañazor I.

- Figuras 21 a 23 y 29 a 31- Urostilos en normas ventral y anterior. X 13
- Figura 24- Urostilo patológico. Norma ventral. X 13
- Figuras 26, 27 y 33, 34- Urostilos en normas ventral y anterior. X 13
- Figura 28- Urostilo en norma ventral. X 13
- Figuras 35 y 36- Sacro. ESC-A-3, paratipo. Normas dorsal y ventral. X 13
- Figura 37- Vértebra de rango V₅₋₈. Norma ventral. X 12
- Figuras 38 y 39- Sacro. Normas dorsal y ventral. X 13
- Figura 40- Escápula derecha. Norma exterior. X 15
- Figura 41- Escápula izquierda. ESC-A-4, paratipo. Norma exterior X 15
- Figura 43- Escápula izquierda. Norma exterior. X 15

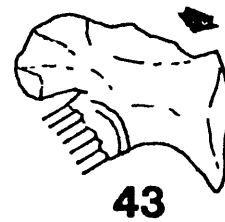
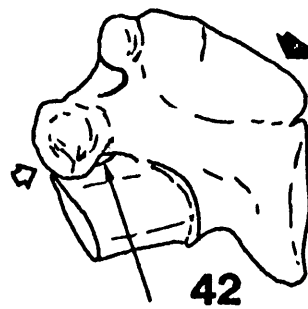
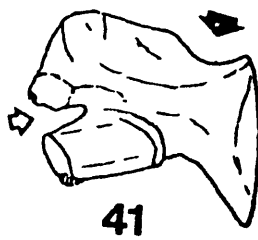
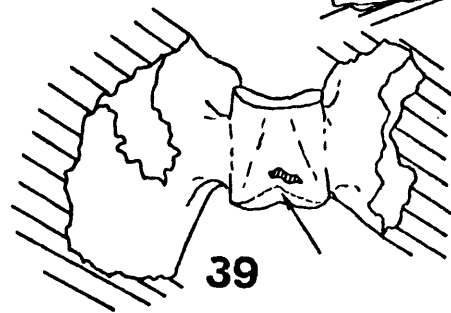
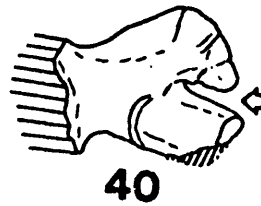
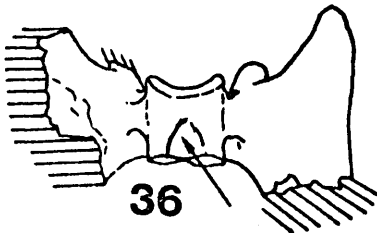
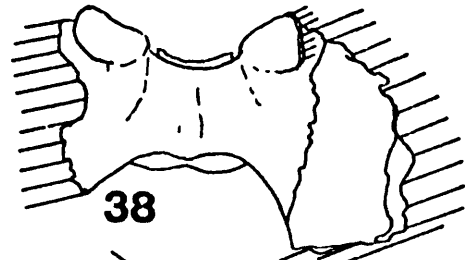
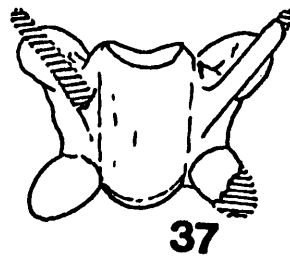
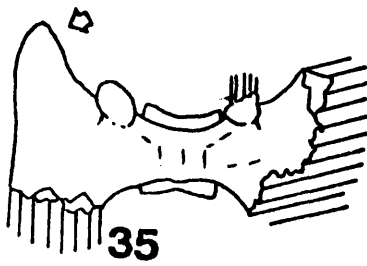
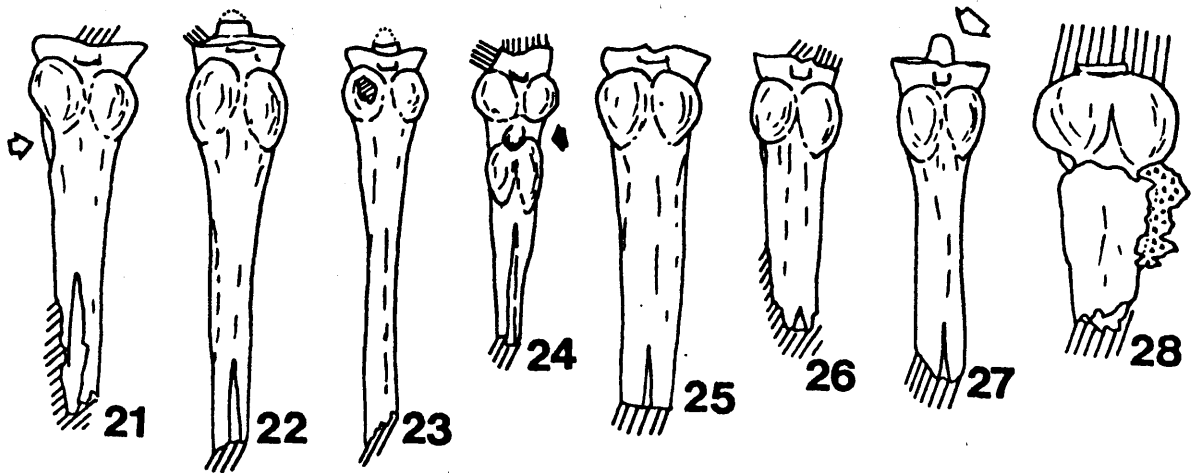
LAMINA 7.2

LÁMINA 7.3-

Pelodytes punctatus. Actual.

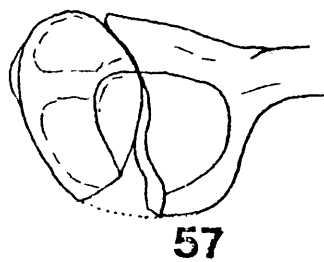
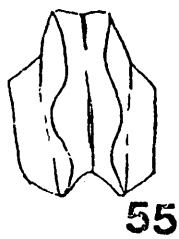
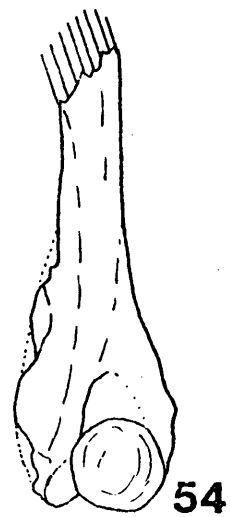
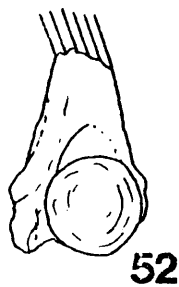
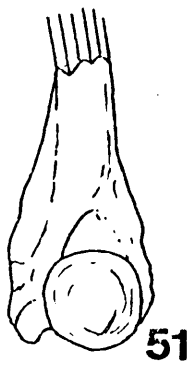
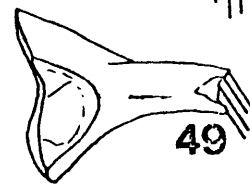
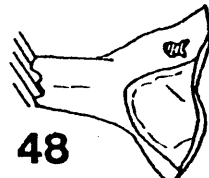
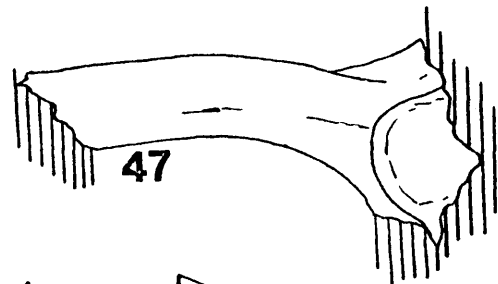
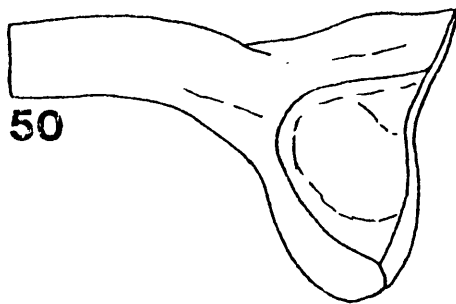
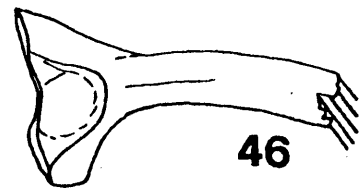
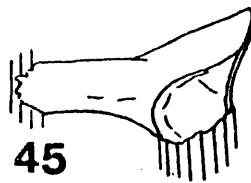
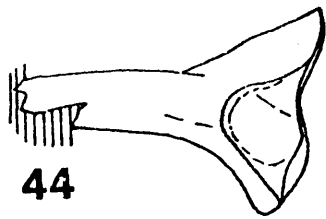
- Figura 50- Ilion izquierdo. Norma lateral externa. X 13
 Figura 57- Ilion e isquion. Norma lateral derecha. X 8.5

Pelodytes arevacus. Escobosa de Calatañazor I.

- Figuras 44, 45, 47 y 47 Ilia izquierdos. Norma lateral externa. X 12.5
 Figuras 46 y 49- Ilia derechos. Norma lateral externa. X 12.5
 Figuras 51 y 52- Húmeros izquierdos. Norma ventral. X 10
 Figura 54- Húmero izquierdo. ESC-A-6, paratipo. Norma ventral. X 10
 Figuras 55 y 56- Isquion. Normas posterior y lateral derecha. X 16.5
 Figura 58- Isquion. Norma lateral derecha. X 16.5

Pelodytes arevacus. Escobosa de Calatañazor O.

- Figura 53- Húmero izquierdo. Norma lateral. X 8.

LAMINA 7.3

6.3- Masada del Valle 5 (Teruel).

Edad: MN 12 (MEIN, 1975).

Material: Colección Universidad Estatal de Utrecht.
Húmero (1).

Descripción e interpretación.

Fragmento distal de húmero derecho. Eminentia capitata pequeña y bien esférica. Epicóndilo ulnar muy desarrollado, y aunque su sector más extremo falta, debió alcanzar (a juzgar por la parte conservada) el nivel distal de la eminentia capitata. Epicóndilo radial muy pequeño. Fossa cubitus ventralis presente, no delimitada en el sector lateral pero si medialmente, Crestas distales bien desarrolladas, por lo que debe interpretarse como perteneciente a un individuo macho.

Anchura máxima crestas distales: 1.72

Diámetro ant-post. eminentia capitata: 1.16**

Esta pieza concuerda perfectamente con las propias de Pelodytes, pero no es posible realizar una atribución específica con confianza, pues P. punctatus y P. arevacus son muy similares para este elemento. Por ello, la denominación taxonómica adecuada es Pelodytes sp.

6.4- Aljezar G (Teruel).

Edad: MN 12 (MEIN, 1975).

Material: Colección R. ADROVER.
Húmeros (1).

** Se trata de una estimación muy cercana, pues presenta una ligera rotura posterior. La zona conservada mide 1.13, y un diámetro algo transversal 1.18.

Descripción e interpretación.

Fragmento distal de húmero izquierdo con parte de la eminentia capitata y del epicóndilo ulnar rotos. En los sectores conservados, la eminentia capitata es perfectamente esférica y el epicóndilo ulnar grande. Fossa cubitus ventralis lateralmente abierta. Impresión olecraneana alargada. Crestas distales poco desarrolladas.

El tamaño de la pieza es similar a los de la muestra adulta de Escobosa de Calatañazor I, pero debido a las roturas no es posible una medición precisa. En lo observable concuerda perfectamente con los húmeros propios del género Pelodytes, no siendo posible la asignación específica.

6.5- Los Mansuetos (Teruel).

Edad: MN 12 (MEIN, 1975).

Material: Colección R. ADROVER.

Húmeros (2).

Ilion (1).

Descripción e interpretación.

Se conserva un fragmento distal derecho de húmero atribuible a un individuo macho, y un fragmento izquierdo de un juvenil. Estas piezas concuerdan en todas sus características con las homólogas de Pelodytes ya descritas para otros yacimientos: huesos esbeltos, eminentia capitata pequeña y esférica, fossa cubitus ventralis no delimitada lateralmente.

	<u>' macho '</u>	<u>juv. '</u>
Anch. máxima crestas distales	1.77*	1.32
Diámetro antero-posterior de la <u>eminentia capitata</u>	1.27	0.99

* Estimación cercana por pequeña rotura.

Un pequeño fragmento de ilion izquierdo puede asimismo pertenecer a esta forma, pues concuerda con Pelodytes en tamaño, carencia de crista dorsalis y tuber superius, y morfología de la pars cylindriformis. La pieza en cuestión está muy fragmentada, faltándole la mayor parte de la pars ascendens y de la pars descendens, por lo que la atribución es dudosa.

Tanto los húmeros como el ilion, aún mostrando su pertenencia al género Pelodytes, no son elementos que permitan la determinación específica.

6.6- Sarrión-Cerro de los Espejos (Teruel).

Edad: MN 15 (MEIN, 1975).

Material: Colección R. ADROVER.

Húmeros (5).

Radio-ulnas (1).

Tibiofíbulas (4).

Descripción e interpretación.

Se conservan 3 fragmentos distales de húmeros derechos, así como 2 izquierdos muy deteriorados. Los elementos derechos, bien conservados, deben atribuirse a dos individuos hembra y un macho adulto. Estos elementos presentan las características típicas de Pelodytes, que ya hemos reseñado en otros yacimientos, no siendo posible basar en ellos una determinación intragenérica.

	♀	♂	♀
Anch. máxima crestas distales.	1.81	2.25	1.94
Diámetro ant-post. eminentia capitata.	1.37	1.47	1.45

Los restantes elementos, una radio-ulna izquierda y un

fragmento distal y tres medios de tibiofíbulas, tampoco permiten una atribución específica. En espera pues de nuevo material, estas piezas deben considerarse únicamente como Pelodytes sp.

Ningún resto de esta familia ha podido determinarse hasta el momento en el Pleistoceno español.

7- TAXONOMIA, FILOGENIA Y BIOGEOGRAFÍA.

7.1- TAXONOMIA.

.1- Características osteológicas de Pelodytes punctatus.

Dado que sólo pervive hasta la actualidad un único género de la familia, y que éste es poco menos que desconocido a nivel osteológico detallado, nos ha parecido de sumo interés el determinar su variabilidad. A tal efecto hemos revisado material procedente de egagrópilas de varias localidades comprendidas en su área actual de distribución en España, pero por desgracia esta especie sólo aparece muy minoritariamente. Entre el numeroso material de Arroyo Malpartida (Cáceres) o Porto Covo (Portugal), sólo se han detectado dos especímenes por población (ver capítulo VI).

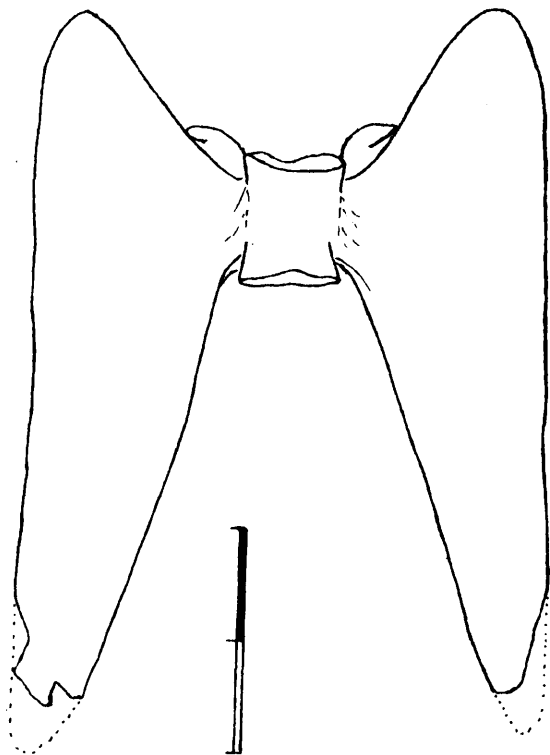
HERRERA (1973), en un notable estudio del régimen alimenticio de Tyto alba en España Sudoccidental, recupera 55 individuos de P. punctatus en una localidad cercana a Cabra (Córdoba). Desafortunadamente, según nos informa el autor (com. epist.), este material se encuentra temporalmente perdido, por lo que sólo hemos podido disponer de tres sacros y algunas tibiofíbulas de esa localidad (**).

Por ello, y no siendo aconsejable el alargar por más tiempo la presentación de este trabajo, nos vemos obligados a posponer este estudio de variabilidad para el futuro. El número máximo de individuos con que hemos contado es de 11, que aunque pocos para una determinación de variabilidad, si permiten en cambio precisar algunas interpretaciones sobre las que existe una bibliografía contradictoria.

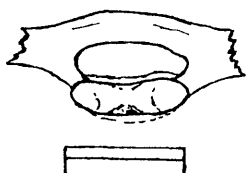
a- Fusión atlas-V₂.

** Agradecemos la gentileza del Dr. Herrera al proporcionarnos este material.

En los 4 ejemplares adultos en que se observa esta región, el atlas se encuentra fusionado a V_2 , tal como mencionan además (con otro material) TAYLOR (1941), ZWEIFEL (1956) y LYNCH (1973). La fusión constituye obviamente una especialización, y ha sido alcanzada por muchos grupos de anuros (ver LYNCH, 1973). El carácter aparece igualmente como anomalía en grupos donde la condición normal es la de libres, según puede observarse en varios capítulos de este trabajo.



Por ello, este carácter no constituye en sí mismo, considerado aisladamente, ningún criterio válido para una diagnosis genérica, con lo que hay que aceptar (vista la situación en la forma de Escobosa I) que varía intragenéricamente.



b- Articulación sacro-urostilar.

La literatura está dividida al respecto, pues unos como NOBLE (1924, 1931) y LYNCH (1973) entre otros opinan que el cóndilo es único, mientras que p.ej. TAYLOR (1941), ZWEIFEL (1956) y GOIN y GOIN (1971) opinan que es doble. ZWEIFEL (op. cit.) sugiere que es probable que exista variación intraespecífica al respecto. Hemos podido constatar el tipo de articulación en 6 ejemplares, que al haberse mostrado homogéneos nos permiten las siguientes precisiones:

En primer lugar (ver figura) el concepto de "cóndilo" o "cotilo" aplicado a este caso puede resultar engañoso, pues la articulación es casi plana o débilmente cóncava (sacro)-convexa (urostilo), al igual que en Pelobates cultripes. En

segundo lugar, no se ha observado variación intraespecífica entre la mono y bicondilaridad, sino la presencia constante de una situación intermedia. La articulación es baja y ancha (ver página anterior), y lateralmente en el urostilo pueden observarse dos cavidades pequeñas (=poco profundas) unidas me dialmente de forma total. Esta separación puede acentuarse li geramente en el sacro por la posesión ventral de una zona algo deprimida, aunque sin llegar por supuesto al extremo de P. arevacus.

Esta "pseudobicondilaridad" puede no ser homóloga con la observada en otros anuros. Prescindiendo de los casos en que, co mo Bufo calamita (ver capítulo IX), la situación intermedia procede de una anterior con dos cotilos, y si aceptamos a P. arevacus como antecesor de P. punctatus, cabe suponer que este comienzo de doble articulación es el resultado en gran par te del desarrollo ontogenético del sector hipocordal anterior. Esta cuestión debe ser determinada mediante el estudio al respecto de series de crecimiento.

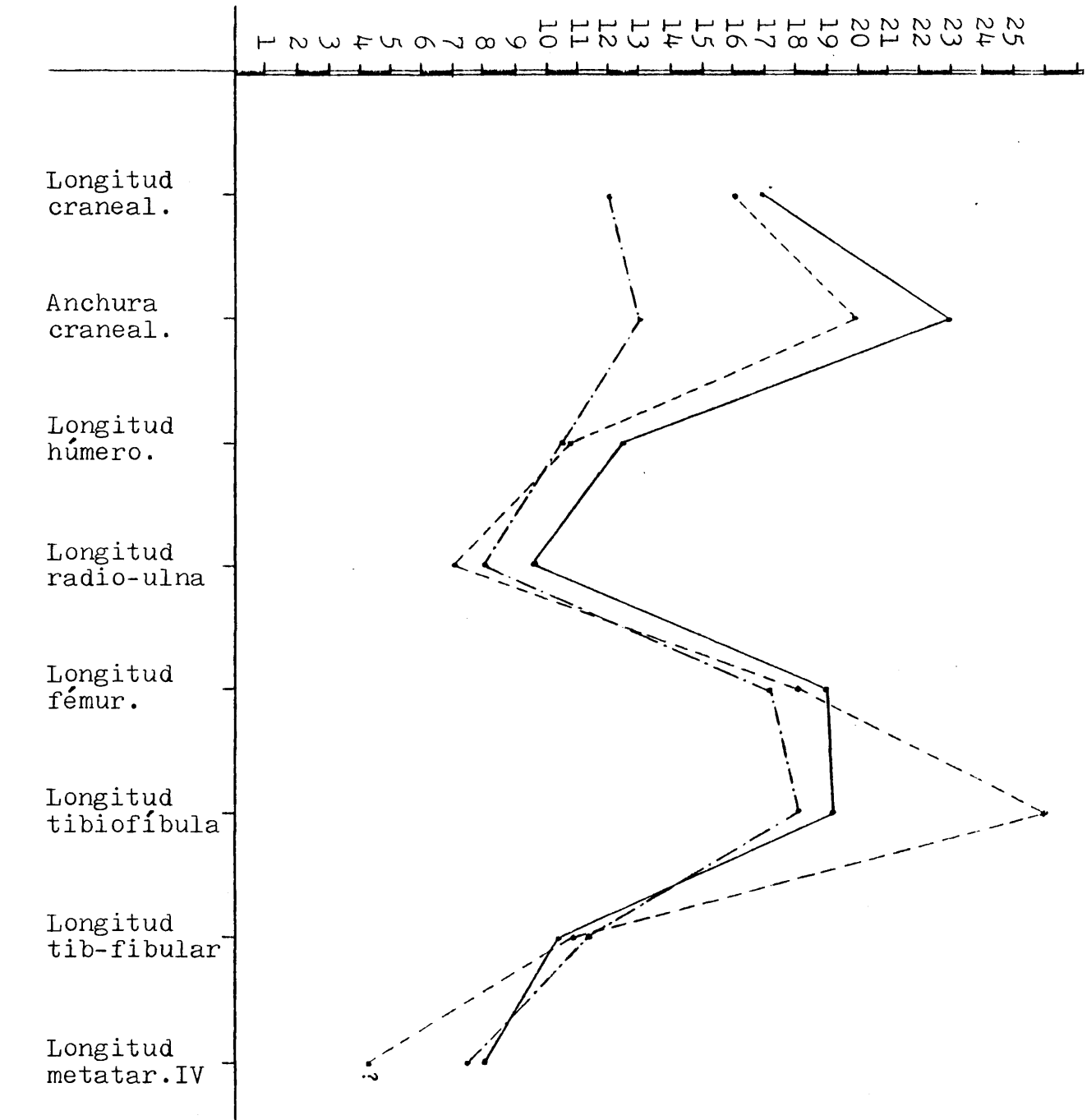
.2- Proporciones corporales.

TAYLOR (1941), al describir Miopelodytes, no llegó a conocer el trabajo de WEITZEL (1938), ni por lo tanto la existencia de Propelodytes, por lo que nos ha parecido conveniente comparar las proporciones entre ambos como adición a las dife rencias ya reseñadas anteriormente.

En el gráfico de la página siguiente se muestran las medidas comparables de ambos fósiles, extraídas de las descripciones originales, así como las de un ejemplar adulto y macho de Pelodytes punctatus medido directamente por nosotros.

La primera diferencia que se observa en el gráfico recae en las medidas de longitud y especialmente anchura del cráneo, que son en valores absolutos y proporcionales mucho mayores en los dos géneros fósiles que en Pelodytes. Estas diferencias

PELODYTIDAE. Proporciones corporales.



— Miopelodytes gilmorei. Según TAYLOR (1941).

---- Propelodytes wagneri. Según WEITZEL (1938).

-.-.- Pelodytes punctatus. (datos propios).

sin embargo no pueden aceptarse como exactas y representativas, pues se deben en gran parte al estado de conservación del material. Los restos craneales de fósiles articulados en lajas tienden en el transcurso de su fosilización a desarticularse parcialmente, por lo que en especial la anchura máxima queda notablemente aumentada y por ende falseada. Lo mismo, aunque en menor medida, sucede con la longitud, pues los premaxilares y maxilares tienden a desplazarse. No está pues justificado el atribuir a estas diferencias una especial significación.

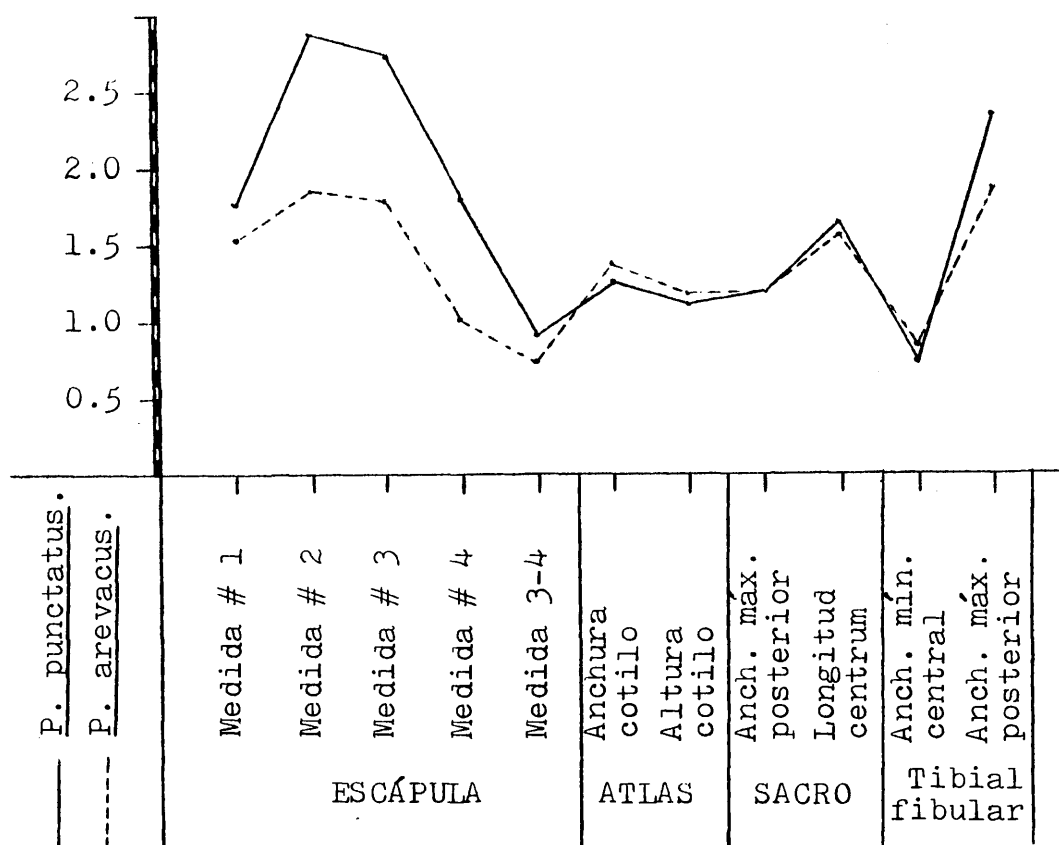
En el caso de las restantes medidas, sobre longitudes de huesos largos, los valores si reflejan estrechamente la situación real, pues la distorsión que sufren como consecuencia del proceso de fosilización es pequeña. El examen de estas longitudes muestra una proporcionalidad muy similar entre Miopelodytes y Pelodytes.

Por el contrario, Propelodytes presenta una longitud de la tibiofíbula excepcionalmente grande, de forma claramente significativa y diferencial, con relación a los restantes huesos largos. El resto de sus medidas es prácticamente idéntico en proporción y valores absolutos al de Pelodytes, con excepción del metatarsiano más largo que es menor.

Por todo ello, y en adición a los caracteres morfológicos ya reseñados en anteriores secciones de este capítulo, la comparación de proporciones muestra que Propelodytes, si se acepta como pelodítido, es notablemente diferente las otras formas conocidas de la familia.

Pelodytes arevacus es conocido únicamente por restos desarticulados y fragmentarios, por lo que la comparación de sus proporciones con las de estos otros taxones fósiles no es actualmente posible. Podemos comparar sin embargo este fósil hispánico con el viviente P. punctatus, que lógicamente es conocido bi y tridimensionalmente. En la página siguiente se ofrece un diagrama comparativo de proporciones, en el que P. are-

Proporciones P. arevacus-P. punctatus.



vacus está basado en las medidas máximas halladas para cada carácter, mientras que P. punctatus es el adulto (macho) de mayor talla de nuestro material de comparación.

El tamaño global entre ambos conjuntos es muy similar, y las diferencias del diagrama pueden reflejar realmente, al menos en parte, una desproporcionalidad taxonómica. Como ya hemos indicado (ver sección 6.2-), la escápula y el tibial-fibular permiten separar cualitativamente ambas especies de forma bastante neta, y son además los que muestran mayor desproporción. La escápula, con tamaños muy similares para las medidas 1 y 3-4**, presenta valores menores en las 2, 3 y 4. En el caso del tibial-fibular, y para una anchura mínima central idéntica (y aún algo mayor en Escobosa), los extremos

** Ver capítulo II para definiciones. 3-4 indica una sustracción.

están mucho más ensanchados en el viviente P. punctatus, lo que indica que la robustez relativa para este elemento de P. arevacus es mayor.

Comparación de tamaños entre los fósiles españoles.

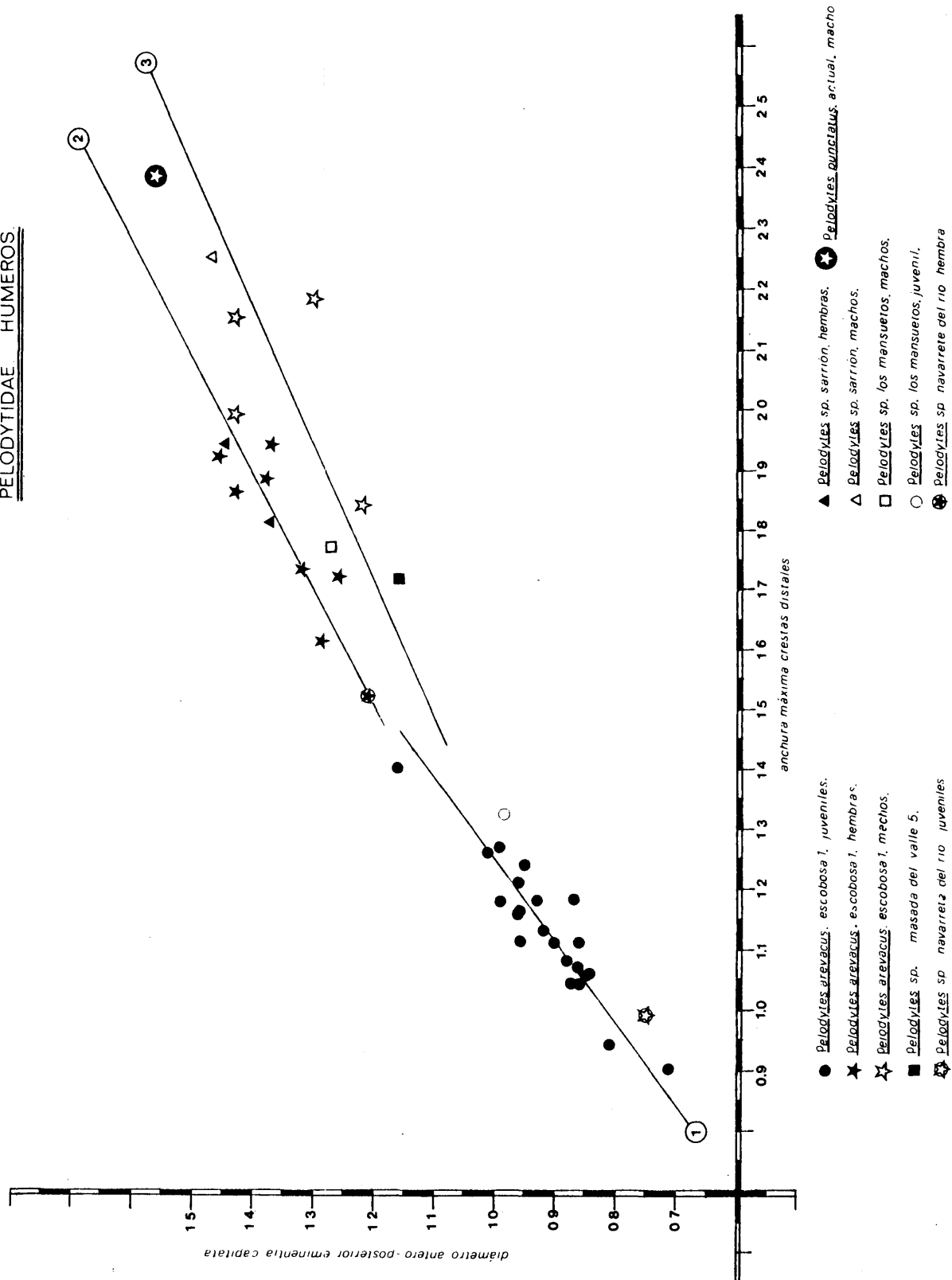
En la página siguiente se presenta una comparación de tamaños entre los distintos de esta familia parecidos en España. El elemento utilizado es el húmero, por ser el único preservado en todas las localidades. En el diagrama puede observarse que la muestra de Escobosa de Calatañazor I se descompone claramente en tres grupos, correspondientes a juveniles y adultos de ambos sexos. El material de las restantes poblaciones se agrupa igualmente en estos tres grupos.

En la muestra de Escobosa, y este hecho queda asimismo corroborado por el restante material, se observa que la subpoblación de los machos presenta un diámetro de eminencia capitata menor que el de las hembras (**), tal como se observa en las rectas de regresión.

Es curioso observar asimismo que el resto fósil más moderno, tanto en machos como en hembras, y proveniente del Plioceno de Sarrión, es también el de mayor tamaño. El viviente P. punctatus presenta un tamaño ligeramente superior a toda la muestra fósil. Es necesario sin embargo un material más numeroso, que nos permita deducir con confianza la existencia de una serie filogenética, así como estudios de variabilidad de P. punctatus, antes de sugerir la existencia de un aumento progresivo de tamaño en el tiempo.

** Línea 1 : Muestra de juveniles de Escobosa I.
 Línea 2 : ♀ ♀ , muestra total fósil.
 Línea 3 : ♂ ♂ , muestra total fósil.

PELODYTIDAE HÚMEROS



.3- Justificación del rango familiar.

No existe homogeneidad hasta el momento entre los diferentes autores con respecto al rango taxonómico adecuado para representar este grupo. En la literatura aparecen dos grandes corrientes de opinión: la aceptación de los Pelodytidae como familia independiente, o bien la integración de estas formas en la familia Pelobatidae.

La corriente primera de opinión está representada fundamentalmente por autores norteamericanos, pudiendo citarse entre otros a COPE (1866, incluyendo juntos algunos pelobátidos megofrininos), TAYLOR (1941, con el sentido actual), SCHAEFFER (1949), PIVETEAU (1955), ZWEIFEL (1956), KUHN (1960, 1962), GOIN y GOIN (1962, 1971), ROMER (1966), ESTES y REIG (1973) y LYNCH (1973).

La segunda corriente ha sido seguida en esencia por NOBLE (1924 y 1931), y WETTSTEIN-WESTERHEIMB (1955), GRIFITHS (1963), KUHN (1971), ŠPINAR (1972) y SAVAGE (1973), así como la escuela alemana de herpetología (ej. MERTENS y WERMUTH, 1960; GORHAM, 1966). En esta segunda corriente se acepta generalmente un rango subfamiliar para estos animales, aunque a veces se les incluye en la subfamilia Pelobatinae (ej. TERENT'EV, 1964; VERGNAUD-GRAZZINI, 1970).

La comparación de la diagnosis ofrecida con la de los pelobátidos (ver capítulo VI), indica de forma clara por una parte que ciertamente son grupos muy similares cuando se comparan con el resto de los anuros. Sin embargo existen diferencias profundas, divergiendo ambos grupos al menos en morfología del paraesfenoides, tibial-fibular, articulación sacro-urostilar, urostilo y escápula. Si la comparación se realiza con los Pelobatinae, las diferencias aumentan notablemente, pues la adaptación de este grupo a condiciones muy terrestres de vida y especialización fosorial les hacen muy diferentes (ornamentación craneal, fusión urostilar, robustez miembros, etc.).

La similitud máxima de los Pelodytidae recae en miembros de la familia más primitiva de Pelobatidae: los Megophryinae; y es también marcada cuando se comparan con las etapas postmetamórficas más tempranas de los pelobátidos. Con todo, y para el conjunto de ambas familias, esta similitud fenética se basa preponderantemente en características plesiomórficas, muchas de las cuales las comparten además los discoglósidos. Los pelodítidos presentan un tipo de adaptación, reflejo de una tendencia evolutiva, que no aparece representada en absoluto, siquiera incipientemente, en ningún grupo de pelobátidos. La tendencia arborícola, que produce animales pequeños y muy esbeltos, ha llegado hasta el grado de producir la fusión total de los huesos del tarso proximal, carácter cuyo único parangón son los Centrolenidae sudamericanos (TRUEB, 1973) (*).

Es muy posible sin embargo que pelobátidos y pelodítidos procedan de un tronco común, y estén estrechamente emparentados. Por todo lo anterior, podemos desechar claramente la interpretación de considerar a este grupo como integrante de la subfamilia Pelobatinae, pero no su consideración como subfamilia propia en esta familia. Esta última postura, o bien su aceptación como familia independiente, se convierte en realidad en un problema, que por ausencia de datos, es muy subjetivo y cuya resolución no es factible en el estado actual de nuestros conocimientos. La aceptación de una subfamilia Pelodytinae acarrearía la agrupación de las restantes subfamilias de pelobátidos en una categoría taxonómica intermedia entre la subfamilia y la familia, pues como hemos visto, sí es posible atribuir un origen común a todas ellas, y que no incluye a los pelodítidos. En ausencia de un mayor número de datos filogenéticos acerca del origen y precursores de los pelodítidos conocidos, no es posible atribuir una mayor probabilidad a ninguna de las dos posturas expuestas, por lo que en espera de nuevo material y estudios es preferible/considerarlos como familia independiente, haciendo notar que se sitúa más cerca

* Un sinfín de características separan a ambos grupos, por lo que la evaluación de su parentesco no es pertinente.

de los pelobátidos que de cualquier otro anuro, incluidos los restantes miembros de la superfamilia Pelobatoidea (sensu LYNCH, 1973).

.4- Taxonomia intrafamiliar.

La carencia actual de datos no permite realizar un análisis taxonómico detallado de las relaciones intrafamiliares. Es preciso esperar a que se conozcan datos de variabilidad y mayor número de fósiles, así como la osteología básica detallada de Pelodytes caucasicus, que es desconocida actualmente. De esta última especie no hemos contado con material de comparación, pero basados en la radiografía publicada (WEITZEL, 1938) podemos afirmar que probablemente se trate de una especie válida y diferente de P. punctatus, pues al menos en algunos caracteres del sacro (que no han mostrado variación en nuestro material de comparación de P. punctatus ni en el fósil P. arevacus) las diferencias entre ambos son netas. Así, el alargamiento posterior de las diapófisis es menor y su borde lateral redondeado y no recto. TERENCEV (1964), aunque sin especificar el razonamiento, opina que probablemente sólo se trate de una subespecie de P. punctatus.

7.2- FILOGENIA.

Por las razones expresadas en la sección de taxonomía, no es posible elaborar actualmente un análisis filogenético detallado de todo este conjunto. Algunas consideraciones de ámbito más restringido pueden en cambio **resaltarse**:

No existe en absoluto contraindicación alguna en suponer a P. arevacus como antecesor del viviente Pelodytes punctatus, pues los caracteres diferenciales se presentan todos como estadios plesiomórficos con relación a los derivados de P. punctatus, o al menos lo son según una interpretación morfológica. Por otra parte, y en ausencia de varios datos básicos, tampoco es posible afirmar como probada tal derivación filética. Si esta hipótesis es real, la separación de las líneas que conducen a los vivientes P. punctatus y P. caucasicus antecede el Mioceno medio, y probablemente (por los restos de Navarrete del Rio) todo el Neógeno, pues P. arevacus es morfológicamente mucho más cercano a P. punctatus que a P. caucasicus.

7.3- BIOGEOGRAFIA.

Aunque muy pocos, los datos de que se dispone actualmente permiten establecer los siguientes extremos biogeográficos:

.1- Si, como todo parece indicarlo, los pelodítidos derivan de un tronco común con los pelobátidos, la época de tal derivación antecede ciertamente al Cretácico terminal, tiempo en el que puede darse como paleontológicamente probada la existencia de varias subfamilias diferenciadas de Pelobatidae (ver capítulo VI).

.2- El registro fósil conocido, en concordancia con la época presumible de origen, indica claramente que este grupo debe considerarse como exclusivamente laurásico.

.3- La familia, si se acepta a Propelodytes como miembro, puede probarse como habitante de Europa al menos desde el Eoceno medio, pero nunca ha sido encontrado , ni habita actualmente, el sector asiático del continente. Este patrón de distribución paraleliza estrechamente el de la subfamilia Discoglossinae de discoglósidos.

.4- Se ha probado paleontológicamente la presencia continua de la familia en España a lo largo de todo el Neógeno, pero sus miembros no han sido hallados en ninguno de los ricos yacimientos de Europa central o del Este, por lo que este dato constituye un argumento más en favor del establecimiento de varias regiones batracológicas en el Neógeno europeo. La contrapartida del modelo está en la familia Hylidae (ver capítulo X).

.5- La presencia en España del género viviente Pelodytes puede llevarse al menos hasta la misma base del Neógeno. La carencia de fósiles pleistocénicos y el mismo desconocimiento existente de su distribución actual en la Península (SALVADOR, 1974) no permite discutir modelos biogeográficos restringidos para la Península Ibérica.

CAPITULO VIII.

FAMILIA RANIDAE.

1- INTRODUCCIÓN.

La familia Ranidae, y en especial el gigantesco género Rana con sus centenares de especies, es quizás el grupo de anuros peor conocido como conjunto. Las relaciones intrafamiliares e intragenéricas (Rana) no han sido establecidas hasta la fecha con suficiente claridad, con lo que las dificultades para analizar de forma realista y consistente el registro fósil son mucho mayores que para cualquier otro grupo de anfibios.

La infraestructura anatómica básica para este conjunto de formas vivientes no está hoy día completamente elaborada. Dado su número de especies y su peculiar estrategia evolutiva, que aparentemente consigue un eficaz aislamiento genético con cambios osteológicos asociados mínimos, los ránidos constituyen un grupo de animales que sólo pueden ser interpretados en estado fósil con las mayores reservas. Estos datos anatómicos básicos, que debieran estar razonablemente delimitados antes de comenzar una investigación paleontológica, son numerosos y complejos, excediendo claramente su resolución los límites de este trabajo. Bástenos anticipar al respecto, que para mantener el nivel de precisión y confianza de los restantes capítulos, no nos parece hoy día justificado en muchos casos el descender al nivel específico, debiéndonos contentar con el nivel de "grupo de especies"(*)

Diagnosis familiar.

Como en otros capítulos, la diagnosis familiar adoptada es la de LYNCH (1973), con exclusión de los rasgos no susceptibles normalmente de ser reconocidos en el registro fósil. No se consideran en la lista las excepciones por anomalía o malformación.

* Ver más adelante la discusión de ese concepto en taxonomía.

- 1- Ocho vértebras presacras.
- 2- Atlas no fusionado a V_2 , salvo Hemisus.
- 3- Sacro no fusionado al urostilo.
- 4- Centra vertebrales procélicos, con la variante de diplasicelia, por la que V_8 es bicóncava y el sacro anteriormente convexo,
- 5- Relación intercotilar del atlas del tipo I.
- 6- Diapófisis sacras cilíndricas, salvo Scaphiophryninae.
- 7- Urostilo sin procesos transversos.
- 8- Sin costillas en adultos o subadultos; procesos transversos de las vértebras presacras anteriores no muy alargados.
- 9- Procesos transversos de las vértebras presacras posteriores largos.
- 10- Arcos neurales no imbricados, excepto algunos géneros (ej. Astylosterninae).
- 11- Cintura escapular firmisterna.
- 12- Escápula no solapada anteriormente por la clavícula.
- 13- Fórmulas falangeales 2-2-3-3 y 2-2-3-4-3, menos los Mantellinae.
- 14- Huesos del tarso libres.
- 15- Maxilares dentados, salvo Hemisinae, Mantellinae, Scaphiophryninae y algunos Arthroptinae.
- 16- Articulación sacro-urostilar bicondilar.
- 17- Paraesfenoides con alas laterales.

Algunas excepciones, no mencionadas, de la lista de LYNCH (op. cit.) se deben a que este autor incluye en los ránidos a los grupos en nuestra opinión de rango familiar de los Raco-
phoridae e Hyperoliidae.

2- FORMAS FÓSILES DESCRITAS.

La proliferación de taxones nominales en este grupo es realmente notable. Salvo contadas excepciones de autores recientes, la mayoría de las diagnósis de estas formas no cumplen un principio a nuestro juicio totalmente indispensable: poder probar anatómicamente que la forma en cuestión era des conocida para la ciencia. Una revisión total de este conjunto, una vez conocido que es frecuente la aparición de "especies crípticas" en la fauna actual, y dada también la ausencia de criterios osteológicos taxonómicamente significativos en muchos casos (CHANTELL, 1970), no nos parece aconsejable y excedería en todo caso los límites de este trabajo. Es necesario sin embargo establecer una mínima base operativa, por lo que resaltaremos algunos puntos concretos de este material.

.1- Norteamérica.

La familia Ranidae está abundantemente representada desde el Oligoceno, y al contrario que la europea, ha sido objeto de varios estudios recientes. Este material no será detallado aquí, pudiendo consultarse HOLMAN (1965) para una revi sión de todas las formas conocidas hasta 1964, así como CHANTELL (1970) y HOLMAN (1968, 1973 y 1974) para registros posteriores. Debemos destacar que todos los restos pertenecen al género Rana, y que pueden ser atribuidos en general a los gru pos de especies y aún especies actuales del área.

.2- Africa.

El ránido más antiguo conocido en el mundo procede del Senoniense del Níger (VERGNAUD-GRAZZINI, 1974), aunque aún no ha sido descrito en detalle.

El único otro registro africano procede de Beni-Mellal (Marruecos; MN 7), donde se han encontrado numerosos restos atribuibles a Ptychadena y Rana, siendo muy similares a espe-

cies etiópicas actuales (VERGNAUD-GRAZZINI, 1966).

.3- Asia.

Dos especies extintas han sido citadas en el Neógeno de Asia: Rana basaltica Young, 1936, del Mioceno de Shantung; y Rana hipparionum Schlosser, 1924, del Plioceno chino (quizás Mioceno superior). No poseemos datos sobre la primera, y con respecto a la segunda, nos parece muy claro por la descripción y figuras originales (SCHLOSSER, 1924) que se trata de una forma incluible dentro del grupo de especies de la actual R. esculenta. Otros restos asiáticos son ya pleistocénicos (ver KUHN, 1960).

.4- Europa.

a- Eoceno.

La única cita pre-oligocénica europea procede del Eoceno medio de Geiseltal (Alemania), y fué descrita por KUHN (1941) como Rana caribicola, aunque con la asignación genérica insegura. Este fósil, en opinión de VERGNAUD-GRAZZINI y WENZ (con revisión directa por una de ellas; 1975) es en realidad un discoglósido. El bloque faunístico de Geiseltal está constituido por pelobátidos (ESTES, 1970a), paleobatrácidos (ŠPINAR, 1972) y discoglósidos (VERGNAUD-GRAZZINI y WENZ, 1975; ŠPINAR, 1976 c), y a pesar de que HECHT (1963) y ŠPINAR (1972) citan la presencia de Ranidae, no existe evidencia hasta el momento que permita confirmarlo.

b- Oligoceno.

En adición al yacimiento de Rott, considerado a veces como Oligoceno (WESTPHAL, 1958), sólo se ha citado la presencia de ránidos en dos ocasiones: FILHOL (1876) da el nombre de Rana plicata a diversos ejemplares de Quercy. Al igual que Bufo servatus (ver capítulo IX), los fósiles en que se basa la especie son moldes externos, no siendo posible con un material de esa índole determinar siquiera la familia a que pertenecen.

DE BONIS et alii (1973), en una lista faunística de los diversos yacimientos del área de Quercy, citan Cf. Rana en Pech du Fraysse (Oligoceno superior), pero no en los anteriores del Oligoceno medio e inferior. Los restos de Quercy que hemos examinado (inéditos) indican por el contrario la presencia de Rana desde el Oligoceno inferior.

NAVÁS (1922 a y b) atribuye al yacimiento de Libros (Terral) una edad oligocénica. El yacimiento pertenece sin embargo al Mioceno superior, y sus restos serán discutidos en la sección 5- de este capítulo.

c- Supuestos taxones extintos descritos en el Neógeno.

Se han descrito en este periodo gran cantidad de especies de ránidos, cuya lista con algunas anotaciones se expone a continuación, no habiéndonos sido posible estudiar directamente estos materiales. Mientras no indiquemos lo contrario, los restos fósiles son articulados.

1- Géneros distintos de Rana.

Asphaerion reussi Meyer, 1847. Mioceno inferior de Bohemia, El material tipo de este género y especie no ha sido nunca revisado, y desgraciadamente se perdió durante las revueltas húngaras de 1956 (ŠPINAR, 1972). La descripción e ilustraciones son insuficientes para establecer la significación de la forma, que debe considerarse como genus et species inquirendae.

Ranavus scarebellii Portis, 1885. Mioceno superior italiano. Por la descripción e ilustraciones es evidente que se trata de un individuo patológico, en el que se ha producido una individualización de las dos primeras vértebras urostilares, careciendo en nuestra opinión de relevancia taxonómica.

2- Especies del género Rana.

Rana pueyoi y R. quellemburgi. Descritas por NAVÁS (1922)

en el Mioceno superior español, serán comentadas en la sección 5- de este capítulo.

Rana meriani Meyer, 1853. Mioceno inferior alemán. Esta especie, conocida a través de varios ejemplares, parece ser una auténtica Rana, y similar a demás a las formas del grupo de especies de R. esculenta como ya indicó BOULENGER (1891). Esta especie es también muy parecida a R. pueyoi.

Rana troschelii Meyer, 1852. Esta forma corresponde en realidad a un discoglósido, y ya ha sido adecuadamente discutida en el capítulo IV.

Rana jaegeri Meyer, 1851. Las figuras de esta especie (MEYER, 1960), que incluyen un ilion bien conservado, nos permiten desechar totalmente su interpretación como ránido, pues muestra la morfología característica de los ilia de Palaeobatrachidae, sin crista dorsalis ni pars descendens y con sincondrosis interilíaca.

Rana diluviana Goldfuss, 1831. Esta forma es un Palaeobatrachus. Revisión y discusión en ŠPINAR (1972).

Rana batthyanyi Bolkay, 1913. Tal como se ha discutido en el capítulo VI, esta forma (material desarticulado) es una sinonimia por prioridad de página de "Pelobates robustus", que a su vez lo es del género Latonia de discoglósidos.

Otras especies, que se muestran por las descripciones y figuras publicadas como probables miembros del género Rana, pero sobre las que no es posible indicar relaciones sin revisión directa, son:

Rana danubiana Meyer, 1858.

Rana aquensis Coq., 1845.

Rana siblosensis Meyer, 1863.

Rana luschitzana Meyer, 1852.

Rana meggerathi Meyer, 1852.

Especies sobre las que no podemos siquiera comprobar su pertenencia al género:

Rana salzhausensis Meyer, 1852.

Rana antiqua Munster, 1835.

Todas estas formas deben considerarse como species inquirendae en tanto no sean revisadas, y probablemente sean meras sinonimias de un número mucho menor de taxones. Figuras y comentarios de la mayoría pueden encontrarse en MEYER (1960) y KUHN (1941, 1971). Listas de referencias posteriores de cada especie en KUHN (1938, 1960).

d- Registros neógenos de especies vivientes.

El registro neógeno de las especies actuales es escaso, y en general se basa en material desarticulado.

Rana esculenta: Esta especie ha sido citada en Polgardi (MN 13) y Csarnóta (MN 15) (BOLKAY, 1913); así como en Arondelli (MN 16; VERGNAUD-GRAZZINI, 1970). Los autores mencionados consideran la especie en su sentido amplio, esto es, incluyendo R. ridibunda y R. lessonae.

Rana latastei ha sido citada en Arondelli (MN 16; VERGNAUD-GRAZZINI, 1970). Rana aff. latastei aparece en el Plioceno polaco (MLYNARSKI, 1961).

El Dr. Z. V. Špinar (com. epist.) tiene en prensa una nueva especie del Plioceno checo muy similar y posible antecesor de R. arvalis. Este material es articulado.

e- El registro pleistocénico.

Las referencias de Rana en el Pleistoceno europeo son muy numerosas (revisión RAGE, 1972, 1974), y pueden ser descompuestas en dos grandes bloques: especies actuales y supuestas especies extintas. Este último grupo, como discutiremos en el ca-

pitulo XII, parece estar exclusivamente basado en que muchos fósiles pleistocénicos del género presentan una talla muy superior a la de las formas vivientes. La prueba para sospechar que en realidad todas estas denominaciones no parecen válidas la ofreció RAGE (1972), mostrando que existe continuidad cuantitativa en las mismas poblaciones fósiles. Esta interpretación se refuerza con nuevos datos en el capítulo XII de este trabajo. Las especies nominales afectadas, con sus equivalentes actuales, son según RAGE (1974) las siguientes:

<u>Rana mehelyi</u> Bolkay 1911.....	<u>R. temporaria</u> .
<u>Rana robusta</u> Brunner, 1956.....	<u>R. temporaria</u> .
<u>Rana villanyensis</u> Kretzoi, 1956.....	<u>R. esculenta</u> o <u>R. ridibunda</u> .
<u>Rana agiloides</u> Brunner, 1951.....	<u>R. arvalis</u> .

Es muy de destacar que no hemos encontrado citas fósiles ni de Rana iberica ni de Rana graeca, por lo que los restos aquí descritos como probables pueden ser los primeros.

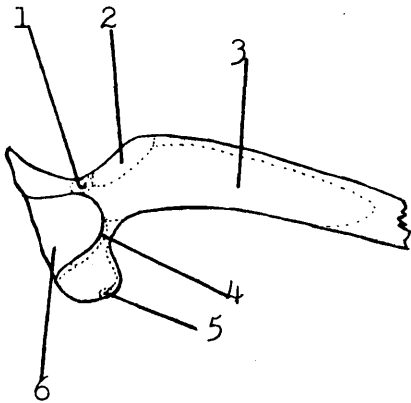
f- Otros supuestos ránidos.

SEIFFERT (1969a) describe un pequeño fragmento que interpreta como el omosternum de un anuro firnisterno antecesor de la familia Ranidae. El fósil procede del Jurásico superior de Francia. Una discusión en detalle de este resto puede encontrarse en ESTES y REIG (1973), quienes dudan de que pueda ser atribuido a un anuro, y consideran en todo caso interpretación y conclusiones como excesivamente aventuradas.

Neusibatrachus wilferti, descrito por SEIFFERT (1972) del yacimiento de Santa María de Meyá (Lérida) y considerado inicialmente como intermedio entre Palaeobatrachidae y Ranidae, se atribuye más modernamente únicamente a los primeros (ESTES y REIG, 1973; ŠPINAR, 1975b, capítulo V).

3- RASGOS OSTEOLÓGICOS DE UTILIDAD EN LA INTERPRETACIÓN DEL REGISTRO FÓSIL. EL ILIUM.

Con la excepción de los pocos yacimientos en que el material se presenta en articulación, requiriendo por ello un tratamiento especial, la totalidad de los fósiles a analizar son fragmentos estudiables tridimensionalmente, y en general del esqueleto postcraneal. Entre ellos, el que se ha mostrado de mayor interés taxonómico es el ilion, y buena parte de los resultados obtenidos se basan en este elemento, por lo que es necesario ahora discutirlo con cierto detalle. Otros elementos óseos serán tratados en el capítulo XII (faunas cantábricas del Pleistoceno superior), donde son de utilidad directa.



- 1: Origen tendinoso del M. biceps femoris.
 - 2: Origen de fibras vastus externus del M. triceps femoris.
 - 3: Origen del M. gluteus.
 - 4: Origen tendinoso vastus internus del M. triceps femoris.
 - 5: Origen tendinoso del M. sartorius.
 - 6: Cavidad acetabular.
- (según HOLMAN, 1965).

En la figura acompañante se presentan, según HOLMAN (1965), las relaciones entre las estructuras óseas más sobresalientes y la musculatura correspondiente (ver nomenclatura ósea en el capítulo II). Aunque el esquema está basado en Rana pipiens, es directamente aplicable a las restantes especies y en especial a R. esculenta.

El ilion típico de Rana ** está caracterizado por la asociación de rasgos siguiente: pars ascendens corta; presencia de tuber superius, ubicado anteriormente en su mayor parte con respecto al margen proximal del acetábulo; presencia

** Anticipemos que no se ha comprobado la presencia en Europa de ningún ránido fósil que no sea atribuible al género Rana.

de una crista dorsalis bien desarrollada; pars descendens con desarrollo moderado o grande, pero nunca rudimentaria (lámina 8.1, fig. 1 a 6).

A pesar de esta homogeneidad estructural, existen caracteres suficientes como para permitir distinciones intragenéricas.

El examen de las especies vivientes actualmente en Europa permite deducir la existencia de dos tipos básicos de ilia. El primer tipo está compuesto taxonómicamente por Rana esculenta, R. ridibunda y R. arvalis, grupo al que habría que añadir con casi total seguridad R. lesonae, caso que se acepte su validez frente a R. esculenta**. El segundo tipo de ilia está representado por Rana temporaria, R. dalmatina y las tres pequeñas "ranas pardas", R. iberica, R. latastei y R. graeca.

Los caracteres que permiten diferenciar ambos grupos son:

a- Pars ascendens: La punta isquiática es relativamente algo más larga en el tipo I. El ángulo que forma su borde dorsal con el tuber superius es aproximadamente menor de 100° en el tipo I, mientras que el tipo II lo presenta de forma constante mucho más abierto.

b- Fossa supracetabularis: Esta foseta está siempre marcada en el tipo I, mientras que es rudimentaria o inexistente en el tipo II.

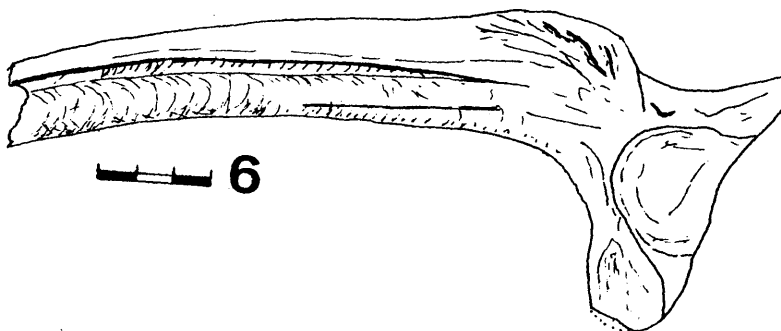
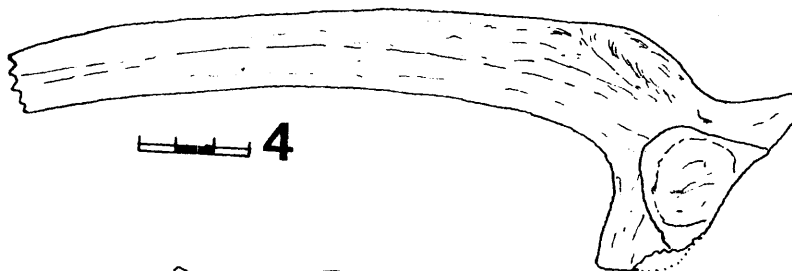
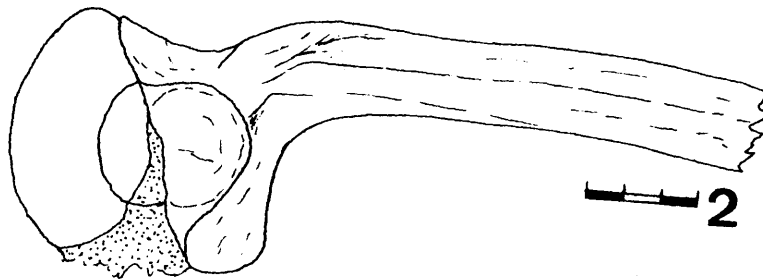
c- Tuber superius: El tuber superius del tipo I está más desarrollado y delimitado con respecto a la cresta dorsal, presentándose más globoso, aunque la mitad dorsal es plana en norma lateral externa, carece además de estriación. En el tipo II el tuber superius es mucho más parecido a la cresta dorsal, considerablemente menos globoso, latero-externamente convexo

** No hemos contado con material de comparación de R. lesonae, normalmente considerada subespecie de R. esculenta.

LÁMINA 8.1-

- 1- Rana ridibunda. Actual. Ilion derecho.
Norma lateral externa.
- 2- Rana temporaria. Actual. Ilion derecho.
Norma lateral externa.
- 3- Rana iberica. Actual. Ilion derecho.
Norma lateral externa.
- 4- Rana dalmatina. Actual. Ilion izquierdo.
Norma lateral externa.
- 5- Rana ridibunda. Pleistoceno terminal. Rincón de la Victoria (Málaga). Ilion derecho. Norma lateral externa.
- 6- Rana temporaria. Morfotipo "R. mehelyi". Pleistoceno superior. Cueva de la Paloma (Asturias); Nivel 6 (Patio, 2^o tramo). Ilion izquierdo. Norma lateral externa.

LAMINA 8.1



en su sector dorsal, y provisto frecuentemente de estriaciones.

d- Crista dorsalis: Ligeramente mayor en el tipo I. En el tipo II su sector dorsal se arquea normalmente hacia el lado interno de forma más pronunciada que en el tipo I.

e- Tuber interiliaco: Claramente presente, aunque pequeño, en el tipo I. Inexistente o muy rudimentario en el tipo II.

La mayoría de estas diferencias pueden apreciarse en la lámina 8.1 de la página anterior.

HOLMAN (1965), con base en las formas norteamericanas, R. esculenta y R. temporaria, indica también la existencia de dos grupos con relación a la morfología ilíaca. En el primero entraría R. esculenta y las 13 especies americanas por él estudiadas, mientras que en el segundo quedaría sólo R. temporaria y el exótico Ooeidozyga laevis del archipiélago Indo-malaio. Al contrario que nuestro primer grupo, el definido por HOLMAN (op. cit.) es variable con respecto al rasgo de angulación pars ascendens-tuber superius. La caracterización de ambos grupos es pues más clara en Europa que en Norteamérica.

Otras características secundarias permiten mayor precisión dentro de cada grupo. Con respecto al tipo I, Rana arvalis se diferencia nétamente de R. esculenta (y presumiblemente R. lessonae), así como de R. ridibunda por la situación de la fossa supracetabularis, que en esta especie es más pequeña y está situada muy cerca del sector portero-ventral o "de arranque" (: "cuello") del tuber superius. La distinción entre Rana arvalis y las restantes especies europeas del grupo es además muy clara en otros elementos óseos (ej. coracoides). Esta especie se muestra en más de un carácter como intermedia entre los bloques de especies con ilia tipos I y II.

La distinción entre Rana esculenta y R. ridibunda es ciertamente difícil. R. ridibunda es algo mayor, y en su ilion la angulación pars descendens-pars cylindriformis es muy cercana

a 90° , mientras que R. esculenta presenta el ángulo algo más cerrado. Estos rasgos no permiten sin embargo una atribución inequívoca, pues en primer lugar las formas juveniles no se pueden diferenciar por ellos, y en segundo lugar la variabilidad (comprobada en R. ridibunda, ver más adelante) produce un solape amplísimo al respecto entre ambas especies. En otros elementos óseos tampoco se aprecian criterios distintivos, como ya han indicado también otros autores (ej. RAGE, 1972). Al igual que en el caso de las Hyla europeas, no es posible la distinción osteológica con confianza, ni por lo tanto se puede alcanzar paleontológicamente el nivel específico en la mayoría de los casos.

La distinción entre los miembros del segundo grupo es también delicada. En su forma más típica, los ilia de Rana temporaria suelen tener una cresta más incurvada que las restantes, con lo que el borde dorsal del tuber superius resalta en norma lateral sobre el contorno de la cresta. Este carácter está atenuado en las restantes especies. La angulación pars descendens-pars cylindriformis es algo mayor en R. temporaria, así como el desarrollo de la fossa supracetabularis. La variabilidad solapa también en gran manera ambos conjuntos, y de hecho la distinción entre individuos inmaduros no es posible. Rana dalmatina y las tres "ranas pardas" presentan ilia casi idénticos, pero la primera alcanza tamaños mucho mayores que las restantes. Es muy de resaltar que la distinción entre estas últimas especies es muy difícil aún con el animal completo.

Al igual que en otros capítulos, se ha tratado de determinar la variabilidad ósea mediante la utilización de poblaciones procedentes de limpieza de egagrópilas de Tyto alba (lechuza común). Estos resultados serán tratados en el capítulo XII, pero podemos anticipar que la variabilidad iliaca examinada en R. ridibunda y R. temporaria avala las precisiones anteriormente reseñadas: no existe solape entre los tipos I y II, y dentro de cada grupo (a excepción de R. arvalis) las distinciones deben tomarse con las mayores reservas, no existiendo en muchos casos criterios diferenciadores de confianza.

Utilización del concepto de "grupo de especies".

Es conveniente, antes de continuar nuestra exposición, delimitar el uso que haremos en este trabajo del concepto de "grupo de especies". "Grupo de especies" no es una categoría taxonómica formal, ni su uso ha sido por tanto fijado de acuerdo a las Reglas de Nomenclatura Zoológica, habiendo sido utilizado con acepciones diversas según autores. En el género Bufo por ejemplo (BLAIR, 1972; capítulo IX), el concepto se ha implantado con un sentido nítamente taxonómico, pues trata de representar conjuntos de especies filogenéticamente cercanas y supuestamente derivadas de un tronco común, pero donde, dado el contexto genérico y el grado actual de conocimientos, no es factible la delimitación subgenérica formal. La amplitud del concepto equivaldría al de una categoría intermedia entre la específica y la subgenérica en la mayoría de los casos, y aún a la subgenérica en otros, no siendo posible precisar la equivalencia exacta. Por ello, la utilidad de "grupo de especies" reside precisamente en su mayor ambigüedad, pues es heterogénea entre los límites expuestos. Este término debe interpretarse únicamente como preliminar y transitorio, y es en realidad un subterfugio útil que se mantiene hasta que el avance científico permita acoplar los taxones formales.

Las llamadas "especies crípticas", entendiendo por tal a formas genéticamente aisladas (y por ende especies válidas), pero que macromorfológicamente no se diferencian o lo hacen en un grado mínimo con variabilidades solapadas, no forman siempre "grupos de especies" necesariamente en solitario. Este tipo de especies se denominará en este trabajo, en ocasiones, como "grupo de especies restringido".

El concepto de "grupo de especies" no debe confundirse con los grupos morfológicos intragenéricos basados en un elemento, como son los anteriormente discutidos para el ilium de las especies europeas de Rana. Como señala CHANTELL (1970), refiriéndose también al género Rana, es posible apreciar grupos o bloques de especies diferenciables para un elemento determi

nado, pero las especies representadas pueden ser diferentes a las agrupadas por similitudes en otro elemento distinto. No habiéndose llegado aún en Rana al tratamiento multidisciplinar y sintético logrado por ejemplo en Bufo (BLAIR, 1972), este hecho mencionado por CHANTELL (1970) debe tenerse muy en cuenta a la hora de interpretar fósiles.

Con todo, y concretándonos al registro descrito en este trabajo, la situación es por fortuna bastante favorable. Los grupos ilíacos establecidos anteriormente, si descomponemos el primero en R. arvalis de un lado y las restantes (R. esculenta y R. ridibunda) de otro, parecen representar conjuntos bastante homogéneos, tanto desde el punto de vista de otros sistemas anatómicos como de la ecología, y pueden ser auténticos "grupos de especies". Por otra parte, el registro fósil neógeno examinado es claramente encuadrable dentro de estos conjuntos, por lo que su interpretación viene dada de forma inmediata por las especies vivientes.

4- ANÁLISIS DE YACIMIENTOS NO HISPANOS.

En diversos yacimientos del área de Quercy (Francia), por nosotros examinados, aparecen esporádicamente restos de ránidos, tanto en el Oligoceno inferior como en el Oligoceno medio. Estos yacimientos están actualmente en estudio por otros (ver capítulo IV), por lo que no incluiremos aquí su estudio formal. Bástenos decir que los restos deben atribuirse al género Rana, y que parecen existir dos especies distintas, aunque no son sincrónicas.

Hemos observado también la presencia de Rana en los yacimientos neógenos franceses de Laugnac (MN 2) y La Romieu (MN 4), que tampoco serán aquí tratados por la razón anteriormente expuesta.

A- NEÓGENO.

.1- Lefhon I (Grecia).

Edad: Vallesiense superior (probablemente MN 10).

Material: Colección Universidad Estatal de Utrecht.

Ilia DER (2)

IZQ (5)

Descripción e interpretación.

La morfología de estos ilia (Lám. F 15, fig. 20, 23, 33 y 34) concuerda perfectamente con la descrita en la sección 3- de este capítulo para Rana esculenta y R. ridibunda, pero no con la de las restantes especies europeas vivientes. El tamaño de estos restos es inferior al de la típica R. ridibunda, y considerablemente menor que el de R. pueyoi. Estos fósiles deben ser adscritos al grupo de especies de R. esculenta.

.2- Ano Metochi 2 (Grecia).

Edad: Turolense superior (MN 12 o 13).

Material: Colección Universidad Estatal de Utrecht.
Ilia DER (3).

Descripción e interpretación.

Morfológicamente concuerdan con los restos de Lefhon I, y se adscriben por lo tanto al grupo de especies de R. esculenta, diferenciándose en tamaño y robustez de R. ridibunda y de las formas del Mioceno ibérico. Lámina F 14, fig. 11.

.3- Ano Metochi 3 (Grecia).

Edad: Turoliense superior (MN 12 o 13).

Material: Colección Universidad Estatal de Utrecht.

Ilia DER (3)
Sacros (2)
Húmero DER (1)
Urostilo (1)
Vértebra posterior.(1)

Descripción e interpretación.

Los ilia conservados (Lám. F 15, fig. 12) concuerdan morfológicamente con los descritos para el grupo de especies de Rana esculenta, y son algo mayores que los encontrados en Lefhon I y Ano Metochi 2, sin alcanzar sin embargo en tamaño a las formas del Mioceno ibérico.

Dos fragmentos de sacro (Lám. F 15, fig. 4 y 5) son atribuibles al género Rana, diferenciándose de los propios de discoglósidos por el cóndilo anterior, que es muy ancho y está provisto de una incisión dorso-ventral anterior. El contorno en norma ventral tiende a ser cuadrangular, netamente diferente del triangular de los discoglósidos. Las restantes familias encontradas en el Neógeno europeo tienen centra sacrales procelícos.

Un húmero derecho (Q), con fossa cubitus ventralis bien marcada y epicóndilo sobrepasando distalmente a la eminentia capitata, así como un urostilo y una vértebra de rango poste-

rior deteriorada, son también atribuibles al género Rana.

.4- Spilia 3 (Grecia).

Edad: Rusciniense medio (MN 14 o 15).

Material: Colección Universidad Estatal de Utrecht.

Húmero DER (1)

Sacro (1)

Descripción e interpretación.

Tanto el sacro (lám. F 14, fig. 20) como el húmero (Q), por las razones mencionadas en Ano Metochi 3, pueden ser atribuidos con confianza al género Rana, aunque es un material excesivamente escaso como para permitir una mayor precisión.

B- PLEISTOCENO.

Como en otros capítulos de esta tesis, hemos centrado el análisis de yacimientos pleistocénicos no ibéricos en las áreas europeas menos conocidas y en las islas mediterráneas.

.5- KRETA-SITIA II (Creta).

Edad: Pleistoceno indeterminado.

Material: Colección Universidad Estatal de Utrecht.

Ilia DER (1)

IZQ (1)

Tibiofíbula (1)

Descripción e interpretación.

Ambos ilia concuerdan perfectamente con los propios de R. esculenta y R. ridibunda, y son en cambio diferenciales con respecto a las restantes especies actuales de Europa.

La atribución de la tibiofíbula es obviamente dudosa, concordando en esbeltez con las propias del género Rana.

Esta forma, Rana esculenta o R. ridibunda, es el único anfibio determinado hasta el momento en el yacimiento y el primero conocido como fósil en la isla.

.6- Laghada B (Isla de Kos, Grecia).

Edad: Pleistoceno indeterminado.

Material: Colección Universidad Estatal de Utrecht.

Húmeros DER (2).

Descripción e interpretación.

Ambos húmeros, uno de cada sexo, concuerdan con los propios del género Rana en la asociación de caracteres siguiente: Eminentia capitata relativamente pequeña pero bien esférica; epicóndilo ulnar grande, alcanzando el nivel distal de la eminentia capitata; fossa cubitus ventralis bien marcada y delimitada a ambos lados; diáfisis poco incurvada; impresión olecraneana alargada, comenzada en una punta estrecha algo lateralizada. Las crestas distales están bien desarrolladas en el σ , con pequeñas tuberosidades (no crenulación) en el borde de la medial.

El húmero σ , único medible, presenta el tamaño siguiente:

Anchura máxima crestas distales: 4.46

Diámetro antero-posterior de la eminentia capitata: 2.85

.7- Kaiafa (Grecia).

Edad: Pleistoceno

Material: Colección Universidad Estatal de Utrecht.

Sacro (1).

Descripción e interpretación.

Se trata de un elemento casi completo. Prezigapófisis pe-

queñas y no muy separadas entre si; arco neural estrecho y corto; diapófisis cilíndricas, dirigidas hacia atrás, pero permaneciendo en norma posterior casi horizontales; centrum grande con un cóndilo anterior ensanchado y de tamaño mucho mayor que cada uno de los posteriores. Pieza esbelta y pequeña.

Anchura máxima del centrum: 1.79

Longitud máxima del centrum: 2.00

El tipo de las prezigapófisis permite diferenciar este sacro de los propios de Rana arvalis, que las tiene muy separadas, como indica RAGE (1972). La menor robustez, y en especial las diapófisis al conservarse en el plano horizontal, permiten diferenciarlo de Rana esculenta, R. ridibunda y en menor medida R. temporaria, R. dalmatina y R. iberica. Concuerda en cambio con las pequeñas R. latastei y R. graeca, y pudiera constituir el primer fósil conocido de la última especie, hoy viviente en el área.

.8- Pili B (Córcega).

Edad: Pleistoceno superior.

Material: Colección Universidad Estatal de Utrecht.

Sacro (1).

Descripción e interpretación.

Un sacro permite reconocer los caracteres genéricos de Rana: Diapófisis cilíndricas; cóndilo anterior ensanchado y mayor que cada uno de los posteriores etc. La pieza, algo deteriorada, es de gran tamaño y no se presta a una determinación específica, por lo que se la considera Rana sp.

.9- Tegelen (Holanda).

Edad: Pleistoceno inferior.

Material: Colección Universidad Estatal de Utrecht.

Iliu DER (3)

Húmeros DER (2)
Radio-ulna DER (1)
Tibiofíbula (1)

Descripción e interpretación.

Con excepción de un húmero, el restante material es homogéneo en tamaño y morfología, perteneciendo a una Rana de tamaño muy pequeño. Los ilia de esta forma concuerdan perfectamente con los de Rana arvalis, presentando los caracteres ya reseñados en la sección 3- de este capítulo. A diferencia de R. esculenta y R. ridibunda la fossa supracetabularis está menos marcada y situada muy cerca del "cuello" del tuber superior. Uno de los húmeros (O^r) concuerda igualmente con los propios de R. arvalis, con diáfisis poco estrechada distalmente y crenulación en la cresta medialis, que se incurva muy fuertemente hacia atrás. Una radio-ulna y una tibiofíbula, de talla muy pequeña, podrían pertenecer igualmente a esta forma.

Un segundo húmero, también O^r, y de gran tamaño, se diferencia del anterior en su ligero estrechamiento distal diafisario y en la cresta medialis menos crenulada, por lo que nos parece debe atribuirse a otra especie de Rana. Su morfología y tamaño coincide con los de R. temporaria, pero debido a la alta variabilidad de este elemento no es posible asegurarlo, y su asignación taxonómica debe quedar como Rana sp.

5- LOS RÁNIDOS DEL NEÓGENO ESPAÑOL.

Sin duda alguna los ránidos constituyen la familia de anfibios mejor representada y más abundante de todo el Neógeno español. Como contrapartida, los restos son muy homogéneos y la diversidad taxonómica escasa. De hecho, y salvo contadas excepciones que se indicarán, los yacimientos examinados parecen presentar sólo una forma, muy afín a los miembros actuales del grupo de especies de R. esculenta, pero que muestra algunos caracteres diferenciales. Esta forma neógena se conoce tanto a través de esqueletos articulados, como por elementos sueltos procedentes del lavado y tamizado.

A fin de no alargar innecesariamente este capítulo mediante descripciones redundantes, obviamente superfluas, sólo describiremos con cierto detalle los restos de Los Mansuetos (estudiables tridimensionalmente) y los de Libros (bidimensionales), en adición por supuesto a los casos en que está presente otra forma. De los restantes yacimientos sólo se incluye el material estudiado con algunas medidas y comentarios acerca de la seguridad de su atribución. Las etapas mastozoológicas son las de MEIN (1975).

a- Restos desarticulados.

.1- Navarrete del Rio (Teruel).

Edad: MN 3a (quizás 2b).

Material: Colección R. ADROVER.

Sacro (1)

Ilion DER (1)

Radio-ulna (1)

Interpretación.

El ilion concuerda con la forma de Los Mansuetos, y es aún más robusto. El sacro, típico de Rana, es también de gran

tamaño: Anchura máxima centrum: 3.68
 Longitud máxima centrum: 4.51

La atribución de la radio-ulna, como las restantes de es
 ta sección, es dudosa.

.2- Rubielos de Mora II (Teruel).

Edad: MN 3b ó 4a

Material: Colección Universidad Estatal de Utrecht.

Fragmentos maxilar (2)

V₈ (1)

Ilia DER (3)

IZQ (1)

Húmeros DER (1)

IZQ (1)

Radio-ulnas DER (3)

IZQ (3)

Interpretación.

Concuerdan perfectamente con la forma de Los Mansuetos.
 Tamaño grande.

.3- Buñol (Valencia).

Edad: MN 4a

Material: Colección R. ADROVER.

Frag. maxilar (1)

Ilia DER (1)

IZQ (2)

Interpretación.

Los ilia concuerdan claramente con los de Los Mansuetos,
 aunque de tamaño aún mayor (Lám. F 5; fig. 15).

.4- Manchones, Manchones I y Borja-Manchones (Zaragoza).

Estas denominaciones son las asignadas por los diferentes equipos de excavación, y su equivalencia exacta no ha sido aún determinada inequívocamente, aunque se consideran geológicamente sincrónicas.

Edad: MN 6.

Material: Colecciones del Inst. "Lucas Mallada" (Manchones), Universidad Estatal de Utrecht (Manchones I) y R. ADROVER (Borja-Manchones), de acuerdo a la tabla siguiente:

	Manchones	Manchones I	Borja-Manchones
Ilia DER	1	6	
IZQ		2	1
Húmeros DER		1	
IZQ		1	
Frag. radio-ulna			1
Frag. tibiofíbula		1	

Interpretación.

Concuerdan en morfología y tamaño con la forma de Los Mansuetos (Lám. F 5; fig. 14, 16 y 18).

.5- Masía del Barbo II (Teruel).

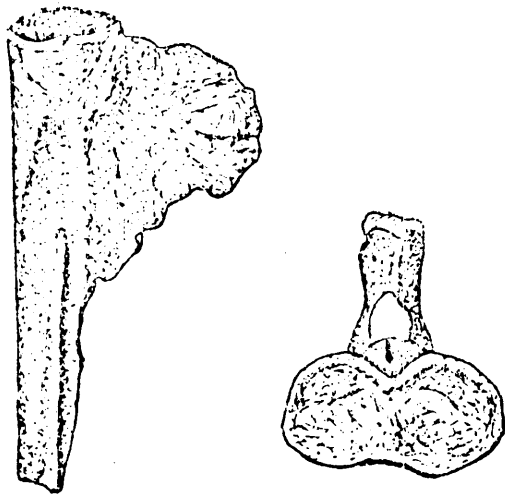
Edad: MN 10.

Material: Colección R. ADROVER.

Sacro (1)
 Urostilo (1)
 Ilia DER (4)
 IZQ (4)
 Húmeros 0 IZQ (3)
 0 DER (2)
 Radio-ulnas DER (1)
 IZQ (2)
 Frag. fémur (1)
 Frag. tibiofíbula (8)

Interpretación.

Este material concuerda en morfología y tamaño con el aparecido en el yacimiento de Los Mansuetos. Adjunto se ofrece un dibujo del único urostilo hallado en Masía del Barbo II, en normas lateral izquierda y anterior. Cresta dorsal muy desarrollada, carece de procesos transversos. La única diferencia con los típicos de Los Mansuetos estriba en una cierta fusión entre ambas cavidades cotilares. Este carácter es sin embargo variable en las especies actuales de Rana y en otros muchos anuros (ej. Discoglossus pictus, ver capítulo IV).



.6- Aspe (Alicante).

Edad: MN 11.

Material: Colección Departamento de Ciencias de la Tierra, Universidad Claude Bernard, Lyon (Francia).

Ilium DER (1)

Interpretación.

De tamaño muy pequeño, concuerda morfológicamente con la serie menor de Los Mansuetos.

.7- Vivero de Pinos (Teruel).

Edad: Colección R. ADROVER.

Urostilo (1)

Sacro (1)

Ilia DER (4)

IZQ (7)

Húmeros DER (5)

IZQ (3)

Radio-ulnas DER (2)
 Frag. tibiofíbula (5).
 Colección Universidad Claude Bernard (Lyon).
 Húmero DER (1).

Interpretación.

Concuerdan con el material de Los Mansuetos. Las medidas humerales que pueden tomarse son:

	Anch. máx. crestas distales.	Diámetro antero-pos terior eminentia ca pitata.
Q	2.51	1.83
Q	3.75	2.47
Q	3.61	2.61
Juvenil	2.13	1.51
Juvenil	1.98	1.37

.8- Los Aguanaces (Teruel).

Edad: MN 11.

Material: Colección R. ADROVER.

Sacro (1)
 Urostilo (1)
 Ilia DER (2)
 IZQ (2)
 Húmeros (QQ) DER (1)
 IZQ (1)

Interpretación.

Este material está morfológicamente integrado en la varia bilidad de la población de Los Mansuetos, aunque el ángulo tuber superius-pars ascendens del ilium es algo menor en Los Agua naces. Los cotilos urostilares son circulares y tangentes entre sí, y sus medidas son: Anch. máx. cotilos: 2.10

Altura máx. cotilos: 0.95

.9- Rambla de Valdecebro VI (Teruel).

Edad: MN 11.

Material: Colección Universidad Estatal de Utrecht.

Ilia DER (1)

IZQ (1)

Interpretación.

Concuerdan perfectamente con los hallados en Los Mansuetos.

.10- Peralejos y Peralejos D (Teruel).

Edad: MN 11.

Al igual que en el yacimiento de Manchones, la equivalencia entre ambas denominaciones no ha sido definitivamente aclarada, aunque la fauna es virtualmente idéntica y se consideran geológicamente sincrónicos.

Material: Peralejos. Colección R. ADROVER.

Ilium IZQ (1)

Peralejos D. Colección Universidad Estatal de Utrecht. Ilium IZQ (1).

Interpretación.

Muy aparecidos a los de la población de Los Mansuetos, aunque de tamaño más pequeño y tuber superius menos abultado.

.11- Los Mansuetos (Teruel).

Edad: MN 12.

Material: Colecciones de R. ADROVER (RA); Universidad Estatal de Utrecht (UU) y Universidad Claude Bernard de Lyon (LY), con arreglo a la tabla siguiente:

Elemento	RA	UU	LY
Mandíbulas DER	1	1	
IZQ	2		
V ₈	1		
Sacros	7		
Urostilos	11		2
Coracoides DER	4		
IZQ	3		
Ilia DER	92		
IZQ	75	3	1
Isquia	3		
Húmeros DER	57		
IZQ	48	1	
Radio-ulnas DER	30	1	
IZQ	21		

Descripción e interpretación.

Ilia Lám. F 5; fig. 12 y 24.

Aunque el material es numeroso, el estado de conservación es generalmente muy deficiente. Estos elementos muestran de forma constante la siguiente morfología: Pars ascendens corta, aunque relativamente larga para Rana; fossa supracetabularis muy pronunciada y situada por detrás del tuber superius; tuber superius muy desarrollado y globoso, con su sector dorso lateral aplanado, sin estriaciones, y bien individualizado con respecto a la cresta dorsal; angulación tuber superius-pars ascendens menor de 110° ; cresta dorsal bien desarrollada; pars descendens grande, formando un ángulo cercano o menor de 90° con respecto a la pars cylindriformis; tuber interiliaco rudimentario.

Como se observa, los caracteres mencionados son coincidentes con los descritos (sección 3-) para R. esculenta y R. ridibunda, y son diferenciales en cambio con respecto a las res-

tantes especies vivientes en Europa. El tamaño de estos elementos es algo mayor que el de R. esculenta, y el ángulo pars descendens- pars cylindriformis menor que el típico de R. ridibunda. El desarrollo de la pars descendens es mayor que en estas dos especies vivientes.

Un elemento entero y varias impresiones (moldes naturales) del yacimiento de Libros (ver más adelante) permiten apreciar una morfología idéntica a la descrita, por lo que opinamos que ambas formas corresponden en realidad a una misma especie.

Húmeros. Lám. F 5; fig. 21.

Estas piezas muestran la típica morfología de Rana: Eminentia capitata relativamente pequeña y esférica; fossa cubitus ventralis bien desarrollada y delimitada a ambos lados; epicóndilo medial alcanzando el nivel distal de la eminentia capitata; poca incurvación diafisaria; la diáfisis prácticamente no se estrecha en su sector distal. Este último carácter se presenta en las actuales R. esculenta, R. ridibunda y R. dalmatina, pero no en R. temporaria, R. latastei, R. graeca ni R. iberica (VERGNAUD-GRAZZINI, 1970). Existe en estos húmeros fósiles, al igual que en R. esculenta, un rudimento distal de cresta paraventral.

Los húmeros de esta población, al igual que en las especies vivientes de Rana, presentan un dimorfismo sexual secundario basado en el gran desarrollo de crestas distales en los ♂♂. Estas crestas, y especialmente la cresta medialis, se incurvan fuertemente hacia el lado dorsal, carácter diferencial con respecto a otros anuros, como Bufo o Discoglossus, en los que las crestas permanecen en el mismo plano. En los fósiles de Los Mansuetos se observa crenulación en el borde de la cresta medial. Las hembras carecen de estas crestas.

La abundancia de húmeros permite determinar la estructura de sexos y edades en la población fósil. A este respecto los resultados han sido:

Número mínimo de individuos por el húmero: 59; basado en adición de piezas del lado mejor representado numericamente para cada sexo (juveniles aparte):

♂ ♂ : 29 (DER)..... 49.15 %
 ♀ ♀ : 19 (DER)..... 32.20 %
 Juveniles : 11 (IZQ)..... 18.64 %

La proporción de sexos entre adultos es:

♂ ♂ : 60.42 %
 ♀ ♀ : 39.58 %

Dada la heterogeneidad manifiesta de la población de Los Mansuetos, dado el tipo de deposición y extracción, y pudiendo sospecharse la existencia de selección (pues numéricamente los diversos elementos están representados muy desigualmente), no está justificado en nuestra opinión el realizar comparaciones con poblaciones vivientes con respecto al porcentaje de sexos o de adultos-juveniles.

La caracterización numérica de esta población de húmeros es como sigue:

Anchura máxima de las crestas distales:


	♂ ♂	♀ ♀
N	18	9
\bar{x}	3.34	3.32
S	0.319	0.398
V	9.53	11.98
I obs. máx	4.23	3.68
mín	2.87	2.57

Diámetro antero-posterior de la eminentia capitata:

	♂ ♂	♀ ♀
N	18	9
\bar{x}	2.02	2.35
S	0.192	0.274
V	9.49	11.69
I obs. máx	2.33	2.59
mín	1.59	1.76

La anchura distal máxima es bastante similar en ambos sexos, pues a pesar de la existencia de crestas distales en los machos, al incurvarse fuertemente hacia el lado dorsal, no se aprecia al tomar la medida. La eminentia capitata de las hembras, al igual que las de Pelodytes (capítulo VII), tiende a ser mayor que en los machos.

Sacros. Lám. F 5; fig. 17 y 19.

De los 7 ejemplares de la muestra, sólo 1 ha conservado el arco neural y el comienzo de las diapófisis. La morfología del centrum es la típica de Rana, con el cóndilo anterior ensanchado y mucho mayor que cada uno de los posteriores. Estos últimos están bien diferenciados entre sí. Neurapófisis marcada, con forma de 

#	Anchura máxima centrum	Longitud máxima centrum
1	3.16	4.06
3	2.82	3.68
4	2.59	2.96
5	2.30	2.61
7	2.50	2.97

Urostilos.

Existe una cresta dorsal bien desarrollada, aunque por desgracia no se ha conservado entera en ningún ejemplar. El arco neural de la primera vértebra postsacra no es globoso, y carece de procesos transversos. Los dos cotilos son redondeados y poco ensanchados transversalmente. En 5 casos ambos cotilos están ligeramente separados, mientras que en 6 son tangentes entre sí, no existiendo ningún caso de fusión entre ambos. El foramen neural es pequeño.

Las medidas que pueden tomarse son:

#	Anch. máx. cotilos	Alt. máx. cotilos	Anchura intercotilar
1	----	0.89	0.16
2	2.20	1.04	0.00
3	----	1.13	0.15
4	2.67	1.04	0.00
5	2.35	0.89	0.33
6	3.09	1.40	0.00
7	2.57	1.01	0.00
8	2.18	1.00	0.22
9	2.47	1.12	0.16
10	----	----	0.00
11	----	----	0.00

Varios.

Los restantes elementos detallados en la tabla de material son poco informativos taxonómicamente dentro del género Rana, o bien no se han conservado lo suficientemente completos como para ser de utilidad (ej. coracoides).

En adición al material expuesto, existen otros muchos fragmentos (tibiofíbulas etc.), la mayoría probablemente de Rana, cuya atribución no puede establecerse inequívocamente entre los diversos anfibios del yacimiento.

Todo el material descrito para este yacimiento parece ser homogéneo, pero debemos recordar aquí que las posibilidades de diferenciación de materiales análogos de especies vivientes no supera al de "grupo de especies" para el género Rana. No es pues discernible si en Los Mansuetos existen una o varias especies muy afines.

.12- Cueva de las Tres Puertas (Teruel).

Edad: MN 12.

Material: Colección R. ADROVER.

Húmero IZQ (1)

Tibiofíbula (1)

Frag. maxilar (1)

Interpretación.

Si bien estos elementos concuerdan con los propios de Rana, no es posible precisar la especie o grupo de especies, de biendo considerarse únicamente como Rana sp.

.13- Concud- Cerro de la Garita (Teruel).

Edad: MN 12.

Material: Colección R. ADROVER.

Húmero DER (1)

Frag. tibiofíbula (1)

Interpretación.

Al igual que el yacimiento anterior, este material debe considerarse sólo como Rana sp.

.14- Concud III (Teruel).

Edad: MN 12.

Material: Colección Universidad Estatal de Utrecht.

Ilion IZQ (1)

Interpretación.

Concuerda claramente con la forma de Los Mansuetos.

.15- Concud B (Teruel).

Edad: MN 12.

Material: Colección Universidad Estatal de Utrecht.
Ilion DER (1)

Interpretación.

Aunque muy deteriorado, se observa la misma morfología que la forma de Los Mansuetos.

.16- Santa Bárbara I (Teruel).

Edad: MN 12.

Material: Colección Universidad Estatal de Utrecht.
Ilion IZQ (1)

Interpretación.

Interpretación idéntica a la del yacimiento anterior.

.17- Aljezar B (Teruel).

Edad: MN 12.

Material: Colección R. ADROVER.
Sacros (3)
Húmeros DER (8)
IZQ (10)
Radio-ulna DER (1)

Interpretación. Lám. F 5; fig. 13.

Este material, en especial los húmeros, coincide con los de la población de Los Mansuetos, pudiendo atribuirse a la mis

ma forma.

La proporción de sexos según el número es la siguiente:

DER ♂ ♂ 2
♀ ♀ 6

IZQ ♂ ♂ 4
♀ ♀ 6

Las medidas del húmero son:

	Anch. máx. crestas distales	Diámetro ant post. eminē tia capitata.
♂ ♂ DER	3.72	2.28
DER	3.88	2.79
IZQ	4.06	2.51
IZQ	----	2.32
♀ ♀ IZQ	3.79	2.72
DER	3.04	2.28
DER	3.29	2.43
DER	2.93	2.14
DER	3.88	2.55

Sacros:

Anch. máx. centrum	Long. máx. centrum
2.90	3.13
2.58	3.03
3.22	3.74

.18- Aljezar G (Teruel).

Edad: MN 12.

Material: Colección R. ADROVER.

V₈ (1)

Urostilo (1)

Húmeros IZQ (2)

Interpretación.

Al igual que el yacimiento anterior, el material coincide con el de Los Mansuetos.

.19- Crevillente IV (Alicante).

Edad: MN 12.

Material: Colección Universidad Estatal de Utrecht.
Ilium DER (1).
Colección Universidad Claude Bernard (Lyon).
Ilium DER (1).

Interpretación.

Concuerdan con la forma de Los Mansuetos. Tamaño pequeño.

.20- El Arquillo I (Teruel).

Edad: MN 13.

Material: Colección R. ADROVER.
Ilion IZQ (1)
Frag. tibiofíbula (1)

Interpretación.

Aunque muy deteriorado, el ilium concuerda por el tipo de tuber superius con el de la forma de Los Mansuetos.

.21- Rambla de Valdecebro 0 (Teruel).

Edad: MN 13.

Material: Colección R. ADROVER.
Ilium IZQ (1)
Radio-ulna IZQ (1)

Interpretación.

De tamaño pequeño, concuerdan también con el material del

yacimiento de Los Mansuetos.

.22- Rambla de Valdecebro III (Teruel).

Edad: MN 13.

Material: Colección Universidad Estatal de Utrecht.

Sacros (2)

Urostilos (2)

Ilia DER (2)

IZQ (1)

Húmero DER (1)

Radio-ulna DER (1)

Tibiofíbula (1)

Interpretación.

El material es perfectamente concordante con el de Los Mansuetos.

Medidas:

Urostilo	Anch. máx. cotilos	Alt. máx. cotilos
1	3.10	1.61
2	2.43	1.11

Húmero (0): Anch. máx. crestas distales: 3.58
Diámetro ant-post. eminentia capitata: 2.19

Sacro:

#	Anch. máx.centrum	Long. máx.centrum
1	----	4.83
2	3.12	3.57*

* Estimación.

.23- Masada del Valle 7 (Teruel).Edad: MN 13.Material: Colección Universidad Estatal de Utrecht.

Sacro (1),

Interpretación.

No es posible una determinación específica, por lo que debe considerarse como Rana sp. Anchura máxima del centrum: 2.57; longitud máxima del centrum (estimación): 2.89.

.24- Gorafe I (Granada).Edad: MN 14.Material: Colección Universidad Estatal de Utrecht.

Húmero DER (1)

IZQ (1)

Frag. tibiofíbula (1)

Interpretación.

El material está deteriorado y no es posible realizar una atribución específica, debiendo quedar como Rana sp. Los números, uno de cada sexo, muestran las siguientes medidas:

	♀	♂
Anchura máxima crestas distales:	2.84	2.06
Diámetro antero-posterior eminentia capitata:	2.71	1.84

.25- El Arquillo II (Teruel).Edad: MN 14.Material: Colección Universidad Claude Bernard (Lyon).

Ilia DER (3).

Húmero DER (1).

Descripción e interpretación.

Ilia muy pequeños con morfología del tipo I (ver sección 3-), pero de angulación pars ascendens-tuber superius bastante abierta, lo que los separa de R. esculenta y formas afines, acercándose más en este carácter a R. arvalis, de la que se diferencia en cambio por la posición de la fossa supracetabularis. En espera de un mayor número de restos, este material debe considerarse únicamente como Rana sp.

.26- Sarrión-Cerro de los Espejos (Teruel).

Edad: MN 15.

Material: Colección R. ADROVER.

Sacro (1)

Coracoide DER (1)

Interpretación.

El material conservado, incompleto y deteriorado, es excesivamente escaso para permitir una atribución específica. Rana sp.

Los yacimientos de Alcoy (Alicante; MN 13) y Venta del Moro (Valencia; MN 13) presentan escasos restos que, dado su estado de conservación, se muestran hasta donde es posible observar como concordantes tanto con Rana (tipo II de ilia) como con Discoglossus. Siendo su atribución por tanto muy insegura, se tratarán separadamente en el apéndice I de este trabajo.

b- Restos articulados.

Los yacimientos de Olocau (Valencia), Ribesalbes (Castellón) y Elche de la Sierra (Albacete) presentan también restos articulados que pueden ser atribuidos a Rana, pero que da das las condiciones de conservación no es posible realizar una asignación familiar inequívoca, por lo que serán descritos en el Apéndice I de este trabajo, al igual que los ya citados de Alcoy y Venta del Moro.

.27- Libros (Teruel).

Edad: Mioceno superior.

Los anfibios de Libros (Teruel), y en especial Rana pueyoi, son quizás los batracios fósiles más conocidos de España, por lo que lógicamente no podía faltar su estudio en una obra de esta naturaleza. Es muy conveniente sin embargo, dadas las especiales características y circunstancias de estos fósiles, el delimitar con precisión los objetivos que se pretende alcanzar.

En primer lugar conviene aclarar que no vamos a realizar aquí una revisión formal de los taxones descritos por NAVÁS (1922 a y b) (Rana pueyoi y R. quellemburgi), pues tal pretensión requeriría, en el estado actual de nuestros conocimientos, la realización de:

a- El estudio osteológico y la creación de una taxonomía intragenérica (al menos grupos de especies) para las cerca de 250 especies vivientes atribuidas al género Rana.

b- La revisión directa de los taxones fósiles de afinidades dudosas descritos en la sección 2- de este capítulo.

c- El estudio de gran cantidad de restos de Libros, distribuidos hoy día en más de una docena de museos y centros de investigación nacionales y extranjeros, en adición a innumera

bles colecciones privadas.

Se nos podría objetar que con tales requerimientos no habría sido posible describir ninguna especie fósil de Rana. Es cierto, pero es también necesario si pretendemos probar que una "especie paleontológica" determinada representa sistemáticamente lo mismo que una "especie neontológica", y no es sólo el mero nombre de un fósil concreto. Este criterio creemos haberlo seguido escrupulosamente en las descripciones de especies nuevas (de otras familias) que se realizan en este trabajo. Otros extremos concernientes a nuestra concepción taxonómica pueden encontrarse en el capítulo II.

Nuestros objetivos se sintetizan en los siguientes extremos:

a- Aportar pruebas de que los anuros de Libros pertenecen al género Rana, cuestión ésta que en nuestra opinión no estaba dilucidada en las descripciones existentes (NAVÁS, 1922a).

b- Descripción morfológica que permita la comparación futura con otras formas fósiles.

c- Determinación de la correspondencia entre estas formas "bidimensionales" (ver capítulo II) y el restante material desarticulado.

Material.

Las notas sobre estas formas están basadas en la colección del Museo Nacional de Ciencias Naturales (Madrid), con arreglo a la siguiente relación:

Rana pueyoi: 33 lajas (1 en molde y contramolde).

Rana quelledbergi: 4 lajas.

Renacuajos: 43 lajas.

Se han examinado sin embargo otros ejemplares en Londres,

París, Utrecht, Munich, y varios museos y coleccionistas privados en España. Este material se elaborará en trabajos posteriores, aunque hay que resaltar que no contradice los resultados aquí expuestos.

Un número entre paréntesis indicará el ejemplar concreto de la colección de Museo Nacional de Ciencias Naturales en que se basa una observación; si no hay indicación de ejemplar, el rasgo es visible en varios ejemplares de la muestra.

Rana pueyoi Navás, 1922.

Descripción.

Ningún ejemplar está lo suficientemente completo como para permitir la observación de todo el esqueleto. En la lámina 8.2, página siguiente) ofrecemos una reconstrucción de la especie compuesta a partir de varios ejemplares. Las proporciones de la figura son sin embargo aproximadamente homogéneas.

Cráneo.

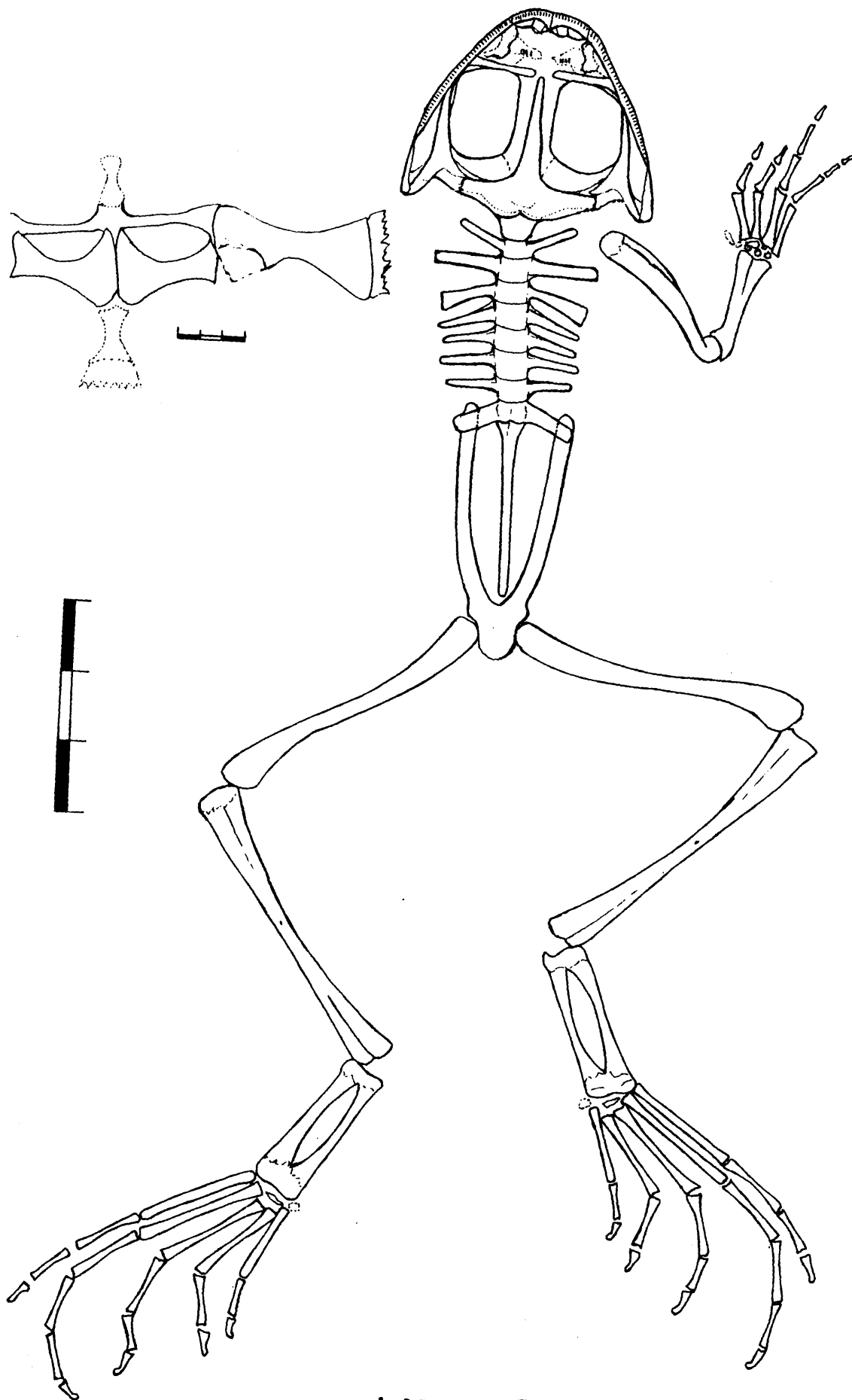
Al abrirse las lajas se produce la fragmentación del esqueleto, y en especial los componentes craneales quedan profundamente alterados, por lo que su observación no es fácil.

NAVÁS (1922 a) menciona que el cráneo es mucho más ancho que largo. Si bien es perfectamente posible que así fuera en efecto en vida, ya nos hemos referido anteriormente (ej. capítulo VII) a que los restos con este tipo de fosilización pierden por aplastamiento sus proporciones reales, especialmente en el caso del cráneo de los anuros (de muy poca resistencia), y de las medidas sobre anchuras. Las exactas proporciones reales no son pues determinables a partir de este material, por lo que es preferible no efectuar medición alguna que pudiera llevar a equívocos futuros. Con todo, y aunque no podamos cuantificarlo, parece ser en efecto proporcionalmente más ancho que en las actuales R. esculenta y R. ridibunda.

LÁMINA 8.2.-

Restauración muy esquemática de Rana pueyoi.
La cintura escapular se representa en un mismo plano en figura aparte.

Las escalas de ambas figuras son diferentes.

**LAMINA 8.2**

lumna, de forma cilíndrica y orientados perpendicularmente al eje del cuerpo. Carece de costillas.

V₄ presenta procesos transversos ligeramente hacia atrás y con contorno distal algo trapezoidal, como corectamente señala NAVÁS (1922 a). Esta última condición queda sin embargo algo exagerada por la fragmentación del tipo de fosilización.

V₅ tiene procesos transversos largos y cilíndricos, orientados muy ligeramente hacia atrás.

V₆-V₈ poseen procesos transversos largos, cilíndricos, y perpendiculares.

En el ejemplar (15) se aprecia que V₃-V₅ presentan articulaciones de los centra de tipo procélico, y presumiblemente ésta debió ser la condición de V₁ a V₇. V₈, según se infiere del sacro, debió estar acoplada a la "diplasicelia".

El sacro presenta una doble articulación con el urostilo, y sus diapófisis son incuestionablemente cilíndricas, tal como puede observarse por ejemplo en el ejemplar (15), donde no están distalmente fracturadas. El cóndilo anterior presenta un tamaño claramente mayor que cada uno de los posteriores.

El urostilo es esbelto, bicotilar, sin procesos transversos, y provisto de cresta dorsal.

Cintura escapular. Lám. 8.2; Lám. 8.3, fig. 1 y 4.

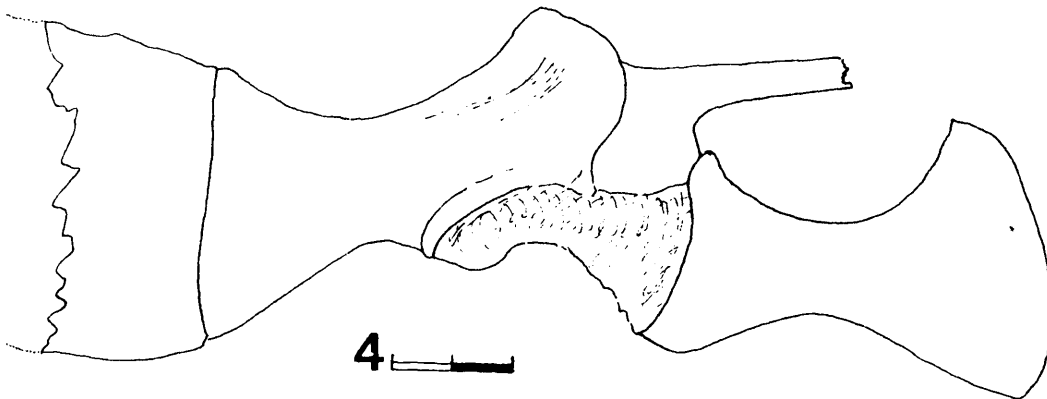
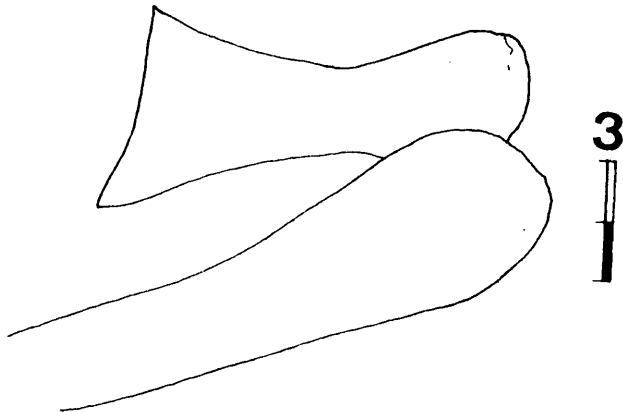
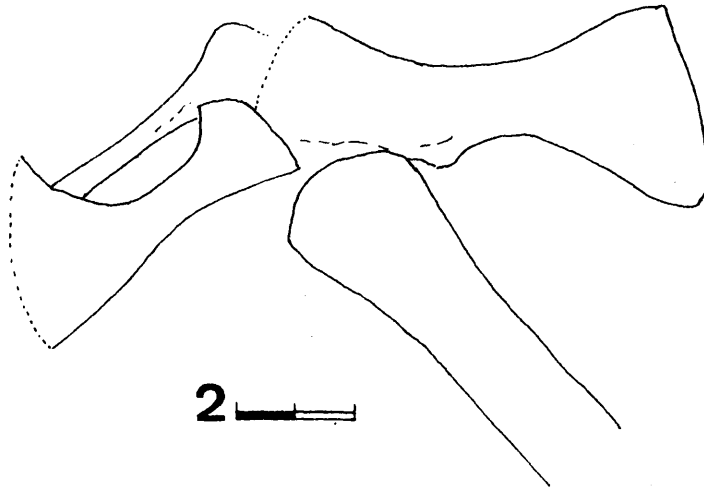
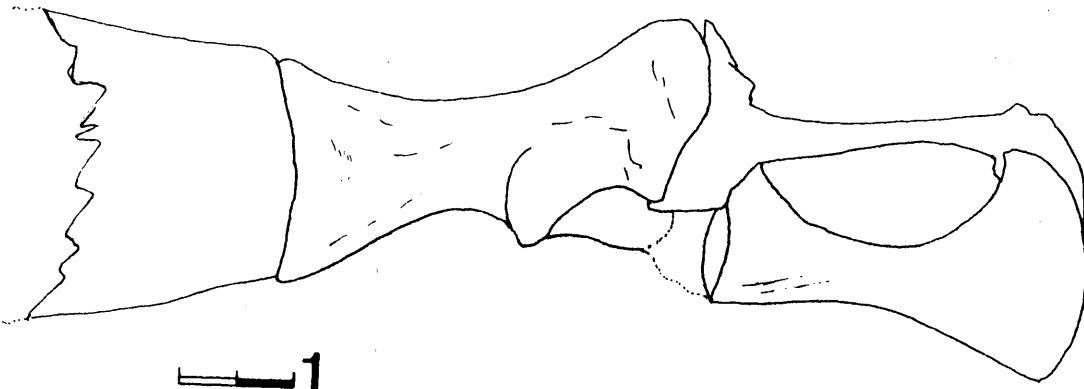
La escápula es un elemento alargado, sin sinus intergle-noidalis visible en normas externa o interna, carente de cresta en el margo anterior, y con una pars acromialis bien desarrollada que no está solapada anteriormente por la clavícula. Rana pueyoi presenta mayor alargamiento de este elemento que Rana temporaria y menor que R. arvalis, concordando en cambio con las restantes especies europeas vivientes.

La clavícula, en forma de barra estrecha, es homologable

LÁMINA 8.3-

- 1- Rana ridibunda. Actual. Escápula, clavícula y coracoides derechos. Norma externa.
- 2- Rana quellenbergi. Libros (Teruel). (30). Impresión de la escápula, clavícula, coracoides y húmero izquierdos.
- 3- Rana quellenbergi. Libros (Teruel). (5). Impresión de la escápula y húmero derechos.
- 4- Rana temporaria. Actual. Escápula, clavícula y coracoides derechos.

LAMINA 8.3



a la de las especies actuales del género.

El coracoides se presenta muy ensanchado medialmente, y por comparación con las formas actuales refleja una cintura escapular de tipo firnisterno (ej. 26). El borde anterior está mucho más fuertemente curvado que el posterior, en lo que se asemeja más a Rana esculenta y formas afines que a R. temporaria, R. dalmatina y las restantes especies europeas.

Del conjunto supraescápula-cleithrum sólo se conservan impresiones, y su morfología (muy variable intraespecíficamente en ránidos) no permite conclusión taxonómica alguna.

Otros elementos de la cintura escapular no se han conservado de forma que sea posible su estudio.

Cintura pelviana.

La morfología del ilium, en los casos en que se observa sin fragmentar o mediante impresión (molde natural), se muestra totalmente concordante con el tipo I de ilia (ver sección 3- de este capítulo). El tuber superius está bien delimitado y es globoso. La cresta dorsal es grande. Angulación superior (tuber superius-pars ascendens) bastante cerrada, etc.. Esta morfología es también idéntica a la del material descrito en el yacimiento turolense de Los Mansuetos.

Sólo se han conservados fragmentos del isquion, cuya morfología es por otra parte muy homogénea en todo el Orden.

Miembro anterior. Lám. 82 ; Lám. 8.4, fig. 5.

El húmero es alargado, aunque su extremo proximal es de difícil observación. Aunque el material está fragmentado, ha sido observada la presencia de crestas distales desarrolladas en una ocasión (16), lo que indica un tipo de dimorfismo sexual homólogo al actual. El epicóndilo ulnar es grande, alcanzando el nivel distal de la eminentia capitata (43).

LÁMINA 8.4-

- 1- Sector posterior de la columna vertebral en contorno. Rana quellembergi. (5). Libros (teruel).
- 2- V₈-sacro-urostilo en contorno. Rana pueyoi. Libros (Teruel). (15).
- 3- Impresión en norma externa del ilion izquierdo. Rana quellembergi. (5). Libros (Teruel).
- 4- Ilion derecho en norma interna. Rana quellembergi. (6). Libros (Teruel).
- 5- Metacarpianos y falanges. Rana pueyoi. (26) Libros (Teruel).

LAMINA 8.4

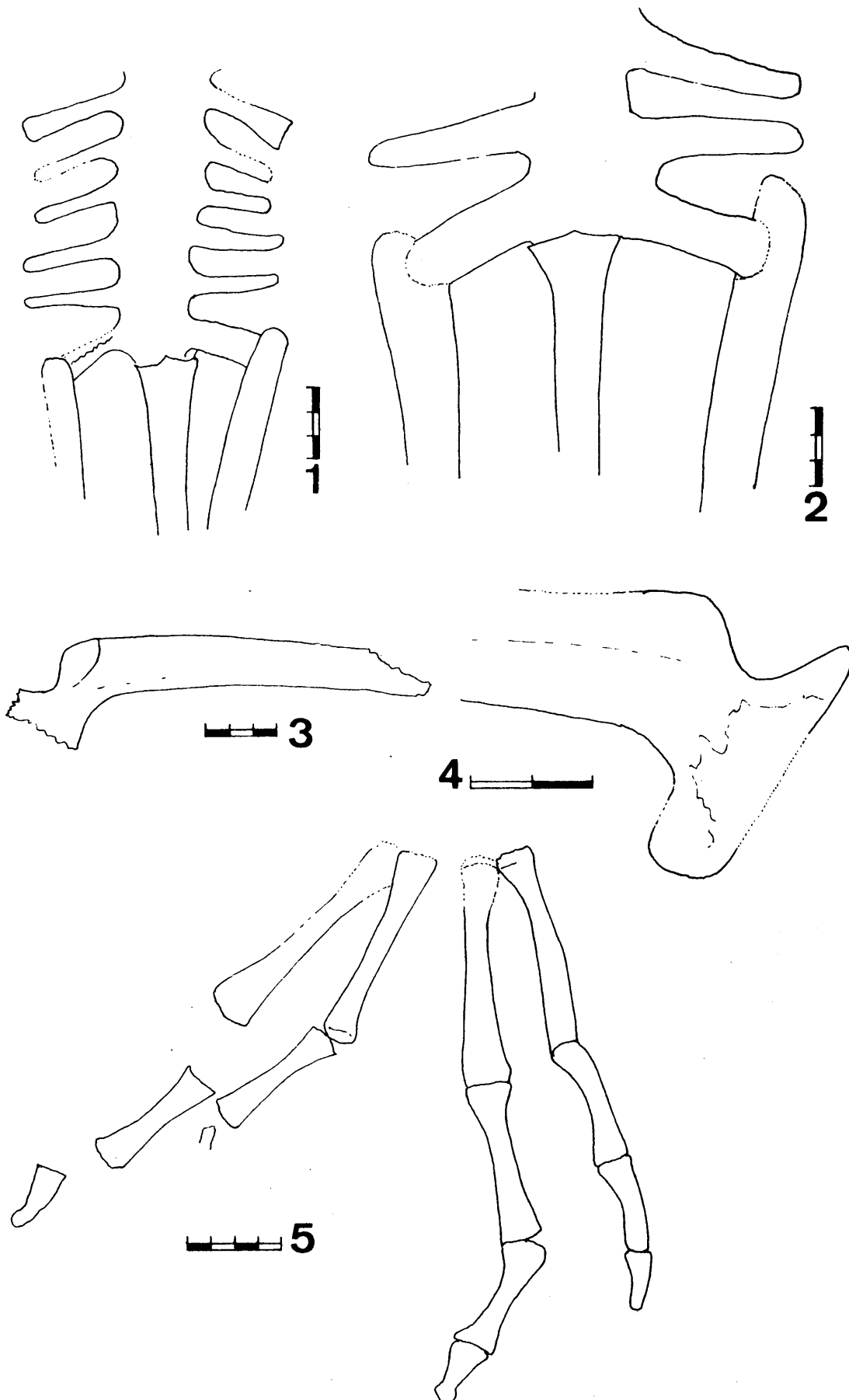
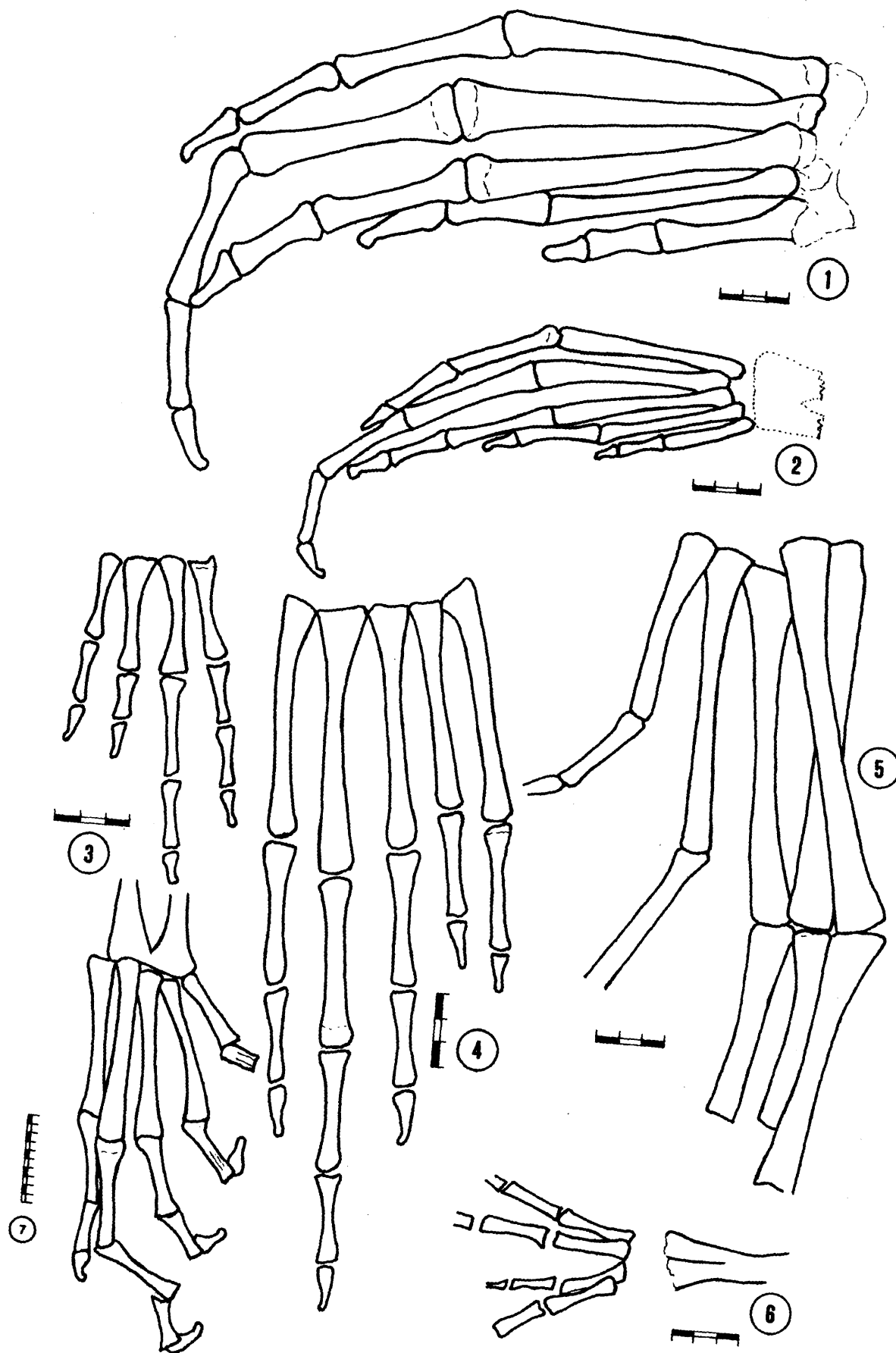


LÁMINA 8.5.-

- 1- Metatarsianos y falanges. Rana dalmatina. Actual.
- 2- Metatarsianos y falanges. Rana iberica. Actual.
- 3- Metacarpianos y falanges. Rana ridibunda. Actual.
- 4- Metatarsianos y falanges. Rana ridibunda. Actual.
- 5- Metatarsianos y primeras falanges. Rana pueyoi. (49). Libros (Teruel).
- 6- Metacarpianos y falanges. Rana quelledembergi. (6). Libros (Teruel).
- 7- Metatarsianos y falanges. Rana pueyoi. (26). Libros (Teruel).

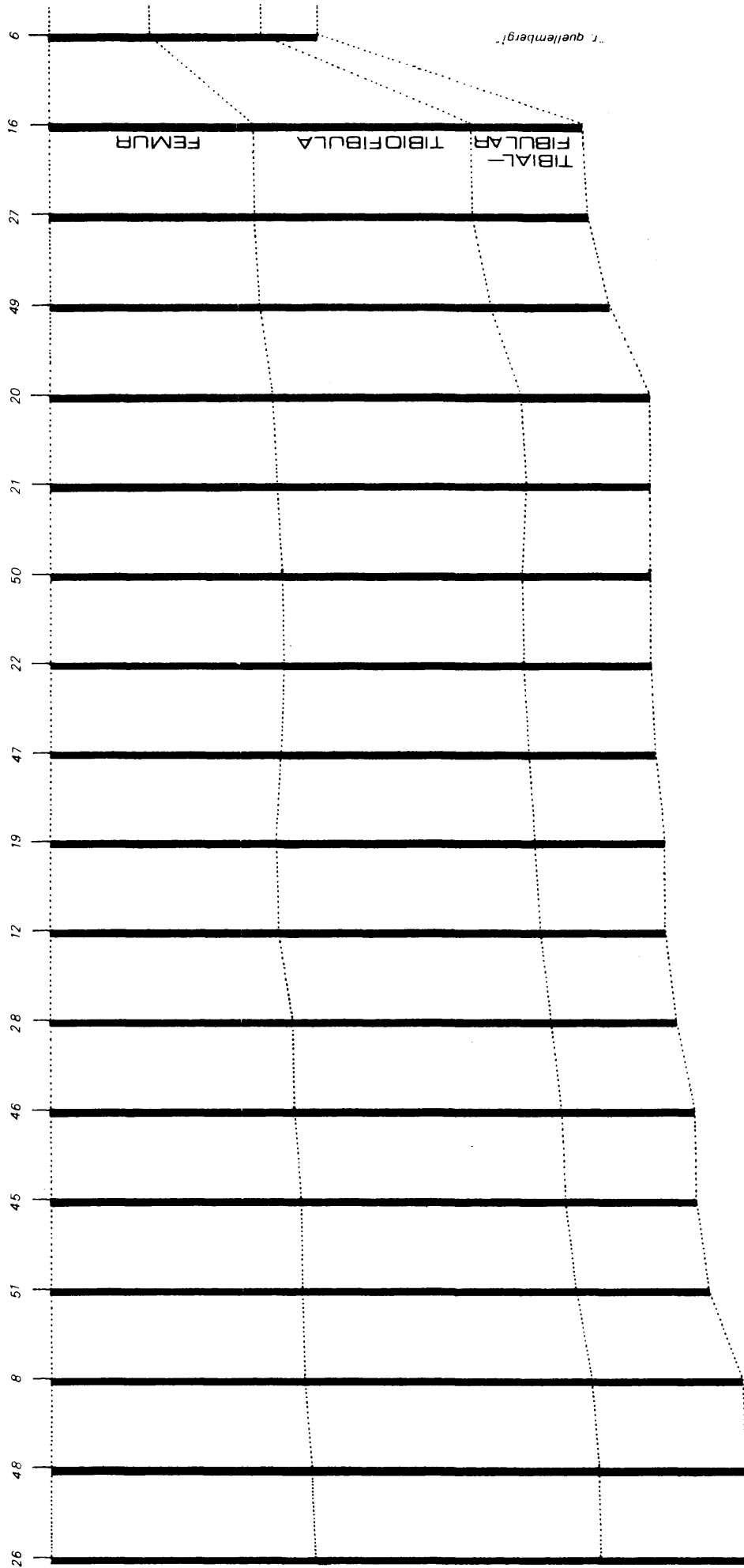
LAMINA 8.5



Rana pueyoi Navás. MEDIDAS MIEMBROS.

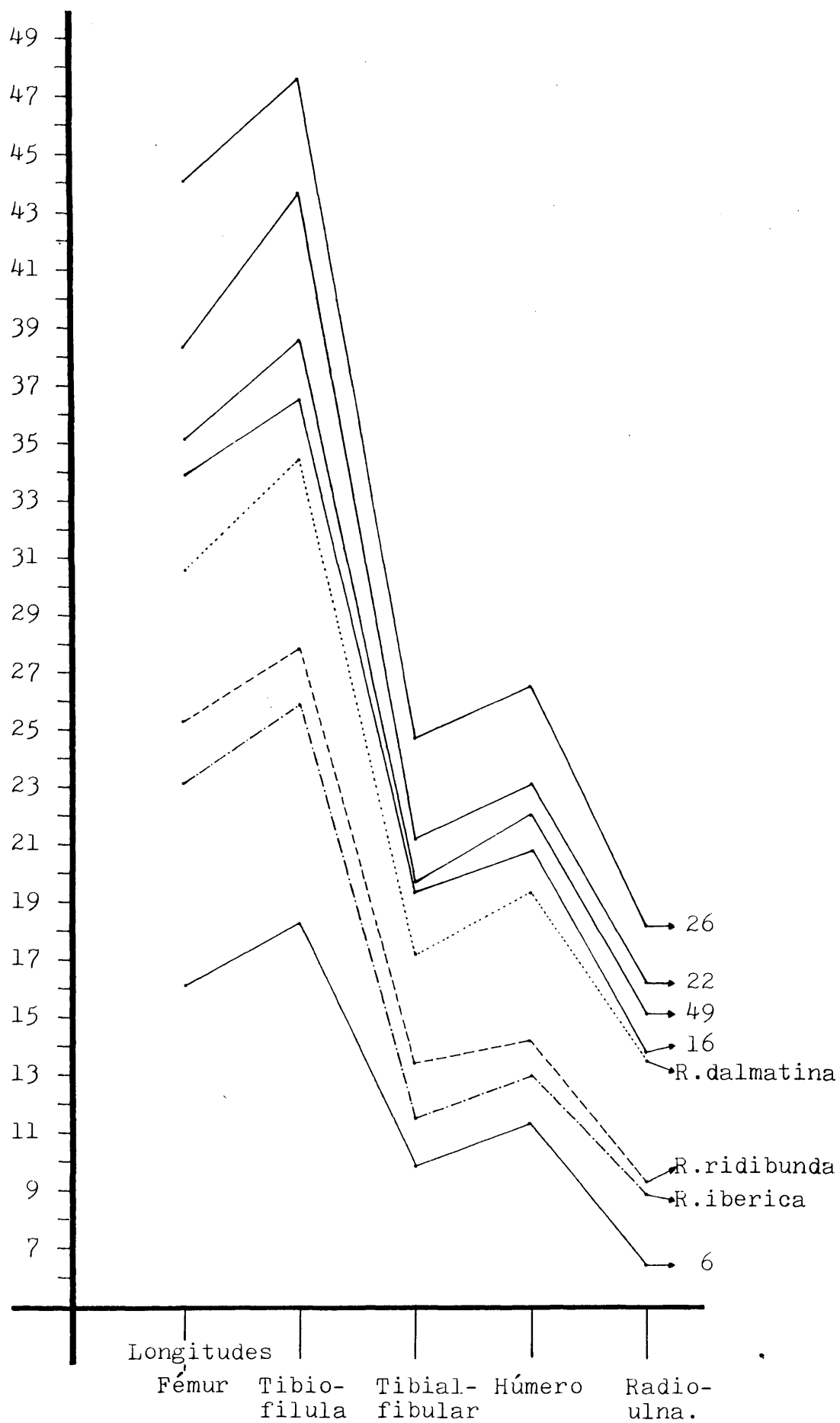
EJEMPLAR	LONGITUD FEMUR	LONGITUD TIBIOFÍBULA	LONGITUD TIBIAL-FIBULAR	LONGITUD HÚMERO	LONGITUD RADIO-ULNA	ASOCIACIÓN GASTRÓPODOS
6	16.10	18.30	9.90	11.30	6.40	X
5	22.40	---	---	13.60	---	---
30	21.50	24.10	---	11.90	---	----
8	42.45	47.80	25.20	26.40	---	---
12	39.20	43.50	21.10	23.40	16.50	X
14	38.60	42.00	---	22.15	16.40	---
16	33.90	36.50	19.35	20.80	13.80	X
19	38.70	40.00	21.20	23.70	15.20	X
20	37.20	41.60	21.30	23.60	---	X
21	37.50	43.30	21.80	22.50	15.35	X
22	38.30	43.65	21.20	23.10	16.20	---
25	---	39.70	21.30	23.10	15.00	X
26	44.00	47.60	24.75	26.50	18.10	---
27	34.25	36.50	18.50	19.60	---	X
28	40.40	42.90	20.90	23.80	15.80	X
45	41.50	44.10	22.00	25.30	16.30	---
46	40.70	44.40	22.70	25.00	16.40	---
47	38.45	41.60	21.10	22.90	15.20	---
48	43.60	47.90	24.40	27.10	18.00	X
49	35.10	38.60	19.70	22.15	15.10	---
50	38.15	41.40	20.70	---	---	---
51	41.80	45.70	22.10	25.20	---	X

5, 6 y 30: Rana quellenbergi. Resto: R. pueyoi.



RANA PUEYOI Longitud miembro posterior





comparan estos segmentos con otras especies actuales de Rana. Los resultados de este último diagrama indican que existe una notable similitud en cuanto a las longitudes relativas de estos segmentos entre las especies representadas, situación que contrasta con los resultados que se obtienen al comparar en las especies actuales la longitud de estos segmentos con la total del cráneo y columna. Esta última relación, muy usada en neontología, no puede aplicarse en el caso de Libros, pues desgraciadamente la columna no es susceptible de medición exacta.

Partes blandas.

La tafocenosis de este yacimiento ha conservado la impresión del contorno del cuerpo en muchos ejemplares. Es pues determinable con bastante confianza que esta especie no poseía "cebraduras" en el comienzo de la pata. Estas bandas de pigmentación más oscura se aprecian en cambio en otros anfibios fósiles de similar tipo de conservación, como por ejemplo en una nueva especie de Rana que el Dr. Z. Špinar (Praga) tiene actualmente en prensa (ŠPINAR, com. epist. y fotografía).

Alimentación.

Es sorprendente, como menciona el mismo NAVÁS (1922 b), la existencia en ocasiones de conchas fragmentadas cubriendo el sector medio y posterior de la columna (Lám. F 13, fig 3). Estos restos, atribuibles a algún molusco dulceacuícola del tipo de Limnaea, no aparecen en cambio en otras áreas de las lajas no cubiertas por el esqueleto de R. pueyoi. La frecuencia de aparición de estos restos, en la muestra del material medido (ver anteriormente) es del 52.6 %.

Otros aspectos ecológicos.

La existencia de esta acumulación de adultos en el yacimiento, asociada a inferida depredación sobre moluscos dulceacuícolas, parece indicar muy claramente que esta especie era

de hábitos muy acuáticos. Entre las formas actuales de Europa, R. esculenta y R. ridibunda son las más ligadas al medio acuático, con gran diferencia sobre las restantes, y es significativo que ambas sean también las más cercanas morfológicamente a R. pueyoi.

El modo de vida de esta especie debió asemejarse también, aunque quizás menos extremo, al de los extintos paleobatrácidos (ver ŠPINAR, 1972) o al de los actuales miembros de la familia Pipidae, sobre los que en una de sus especies (Xenopus laevis) hemos podido observar directamente la depredación de moluscos dulceacuícolas. Siguiendo esta similitud, es de destacar que sólo en contados yacimientos europeos de análoga de posición al de Libros se han encontrado juntos ránidos y paleobatrácidos, estando generalmente presente y mayoritario sólo uno de ambos, aunque existen sin embargo excepciones.

Aspectos tafocenóticos.

Como hacen notar otros autores (NAVÁS, 1922 b; MELÉNDEZ, 1957), la muerte de estos animales debió ser un proceso relativamente rápido, como lo indican las posiciones en que han fosilizado, y en ambiente muy reductor, como sugiere la conservación de las partes blandas. Es posible como se ha sugerido que ésta se produjera por envenenamiento (¿gases?), pero es necesario realizar un estudio sedimentológico detallado para poder probarlo.

Debemos resaltar sin embargo que varios de los esqueletos están parcialmente desarticulados, especialmente en diversos segmentos del miembro posterior, lo que indica que al menos una pequeña parte de esta población fósil no fué enterrada con tanta rapidez como se piensa.

Discusión y diagnosis.

La pertenencia de Rana pueyoi al género Rana parece incuestionable, y está basada en la siguiente asociación de rasgos: Premaxilar y maxilar dentados, carencia de ornamentación

craneal; paraesfenoides con alas laterales grandes; 8 vértebras presacras, sin costillas; procesos transversos de las vértebras presacras posteriores largos y perpendiculares; sacro con diapófisis cilíndricas y "diplasicelia"; urostilo bicotilar y con cresta dorsal, carente en cambio de procesos transversos; cintura escapular firmisterna; ilia con tuber superius muy globoso y cresta dorsal marcada; miembro posterior alargado etc..

Los caracteres ilíacos y escapulares examinados con mayor detalle concuerdan con los del grupo de especies actuales de R. esculenta, y los primeros son además diferenciales con respecto a las restantes especies europeas vivientes. Rana pueyoi está pues muy cerca morfológicamente de las actuales R. esculenta y R. ridibunda, pero no es idéntica a ninguna de ellas, como parece sugerirlo la existencia de una talla mayor, la forma trapezoidal de los procesos transversos de V_4 , las longitudes relativas de los metacarpianos, y el contorno posterior del paraesfenoides.

Indiquemos por último que R. pueyoi es morfológicamente concordante con R. meriani, del Mioceno inferior alemán (MEYER, 1860 a), al menos hasta donde puede inferirse de la descripción y figuras de este autor. Sólo un examen detallado de los fósiles base de este último taxón permitirán dilucidar si R. pueyoi es o no una sinonimia de R. meriani. Las formas más cercanas a R. meriani son también las actuales R. esculenta y R. ridibunda, como menciona BOULENGER (1891) con base en la dentición vomeriana.

Rana quellenbergi Navás, 1922.

Lám. 8.4, fig.1, 3 y 4.
Lám. F 13, fig. 6. 8.5, fig 6
Lám. 8.3, fig.2 y 3;

Esta especie fué descrita inicialmente por NAVÁS (1922 a) y denominada Rana quellenbergi, aunque en un artículo posterior (1922 b) atribuye a error tipográfico el deletrear "quellenbergi" con m, siendo su idea inicial la de "quellenbergi". Las reglas de nomenclatura, en pro de la estabilidad, indican sin embargo que debe conservarse la denominación inicial.

La única diferencia que encuentra NAVÁS (1922 a) entre R. pueyoi y R. quellembergi reside en el menor tamaño absoluto y proporcion craneal no tan ancha de la segunda. La falta de figuras gráficas de esta especie, así como la edad del yacimiento (para Navás Oligoceno), fueron objeto de una dura crítica por parte de ROYO (1922), a la que respondió el mismo NAVÁS (1922 b).

Cuatro ejemplares de la colección del Museo Nacional de Ciencias Naturales se asemejan en esos caracteres a R. quellembergi. En dos casos sin embargo, un examen detallado de la escápula y del ilion ha mostrado idéntica morfología a la de R. pueyoi, al igual que los restantes caracteres ya descritos de la columna (incluida la forma de los procesos transversos de V_4). Es pues posible que estos individuos sean tan solo formas juveniles de R. pueyoi. Los otros dos ejemplares están deficientemente conservados y su comparación en detalle no es posible.

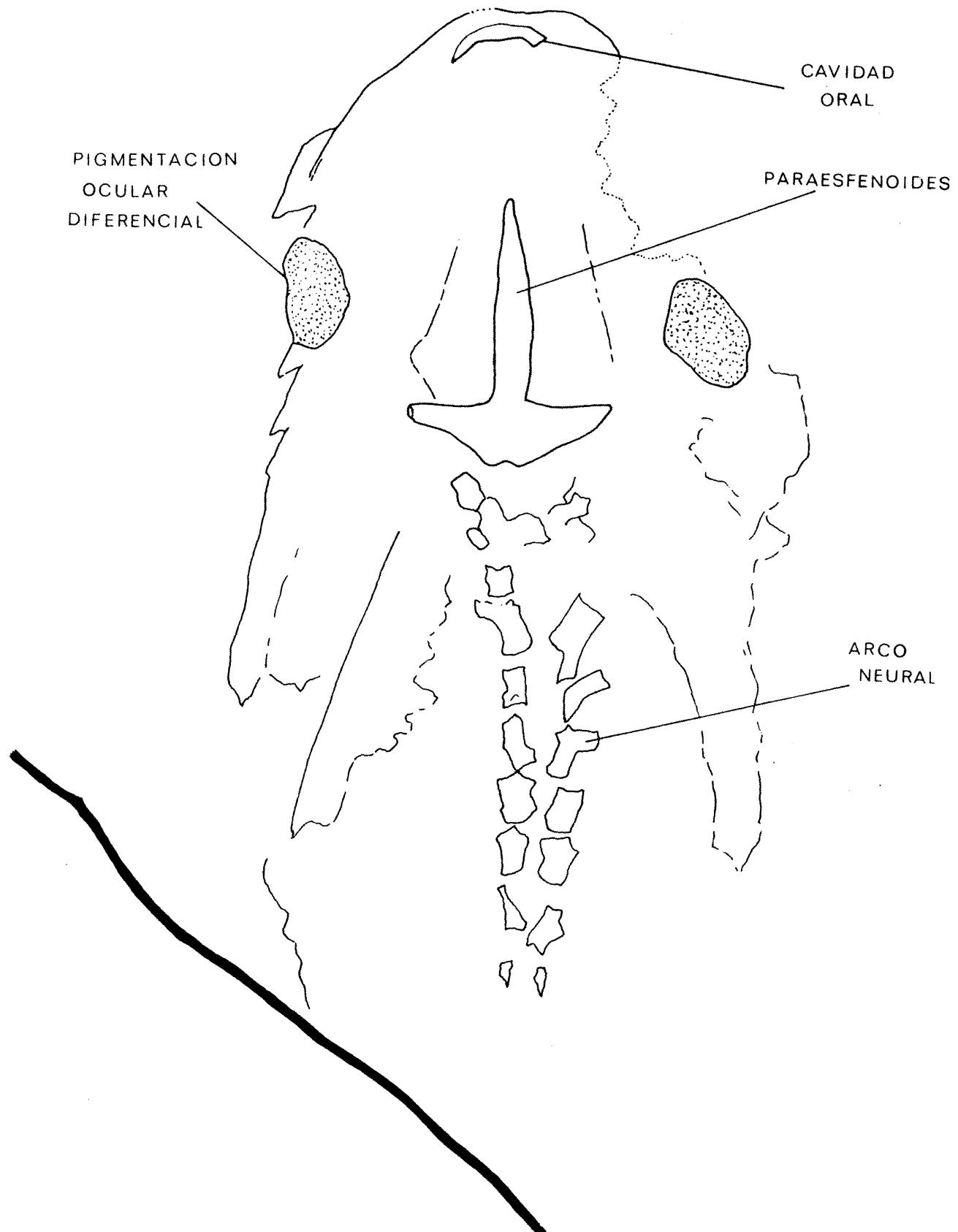
Sin examinar la serie tipo no es posible por tanto definirse acerca de la validez de este taxón. El material de la colección del Museo Nacional de Ciencias Naturales, unido al restante registro fósil del Neógeno ibérico, indican que sólo son probables dos interpretaciones: O bien R. quellembergi es tan sólo un morfotipo juvenil de R. pueyoi, o por el contrario se trata de una especie diferente, pero en este último caso debe considerarse dentro del mismo grupo de especies.

Renacuajos. Lám. F 13; fig. 7 y 9. Lám. 8.4, fig. 1.

En la muestra examinada se han conservado también numerosas impresiones de renacuajos, cuya equivalencia a R. pueyoi la basamos no sin reservas en la forma del paraesfenoides, que en estos fósiles (al contrario que en los adultos) se observa nítidamente en la mayoría de la muestra (lám. 8.4).

Estos renacuajos son de tamaño muy grande. En la impresión más completa (38) la longitud total es del orden de 120.8; y en el representado en la lám. F 13, fig. 9 (incompleto) es

LAMINA 8.6



de 110.8. Generalmente se aprecia la zona ocular mediante pigmentación diferencial, y en tres casos hasta la cavidad oral. Unas masas de material blanco indican en la mayoría las cápsulas óticas. La misma sustancia está presente a veces en partes encefálicas, y en un caso en forma de línea caudal (lám. F 13, fig. 9). Líneas oscuras, atribuibles al sistema vascular, están también presentes en ocasiones.

Salvo en dos casos (31 y 32) en que el animal murió en una etapa avanzada de la metamorfosis, los restantes ejemplares son formas muy tempranas.

Como se observa, la abundancia y el estado de conservación de estos renacuajos es excelente (claramente superior al de los adultos). Este material es ciertamente prometedor para estudios futuros, y puede darnos una serie ontogénica casi continua de la especie. La carencia de una colección comparativa de tinciones con alizarina de renacuajos actuales, aún en período de formación, así como la conveniencia de no dilatar más la presentación de esta tesis, nos impide presentar aquí un estudio en profundidad de estos restos, que esperamos poder realizar en un futuro no muy lejano.

.28- Aljezar A (Teruel).

Edad: MN 12.

Material: Colección Museo Nacional de Ciencias Naturales (Madrid).

1 ejemplar articulado.

Interpretación. Lám. F 13, fig. 10.

A pesar de su deficiente estado de conservación (matríz calcárea), esta pieza muestra impresiones de la columna vertebral, diapófisis sacras y coracoides, que prueban de forma inequívoca su pertenencia al género Rana. Hasta donde puede observarse, y especialmente en cráneo, contorno del coracoides y tamaño, esta forma es anatómicamente idéntica a la ya descrita R. pueyoi del yacimiento de Libros, especie a la que se atribuye este material.

6- RÁNIDOS DEL PLEISTOCENO ESPAÑOL.

Consideraremos en esta sección los restos ibéricos con excepción de los pertenecientes a los yacimientos del Pleistoceno terminal cantábrico, que serán tratados en el capítulo XII.

.1- Arganda (Madrid).

Edad: Fase superior del Pleistoceno medio.

Material: Colección Museo Arqueológico Nacional (Madrid).

Ver inventario en el capítulo VI.

Interpretación.

Este material, representado en la lámina F 7, fig. 1, 11, 13, 14 y 20, coincide totalmente con la viviente Rana ridibunda, por lo que su descripción detallada sería superflua. Ya hemos indicado que la distinción entre R. esculenta y R. ridibunda es prácticamente imposible de realizar a partir de sus esqueletos, pero sin embargo la gran robustez y tamaño de estos restos fósiles los hacen más semejantes a la segunda.

.2- La Unión I (Murcia).

Edad: Pleistoceno medio no precisado.

Material: Colección Universidad Estatal de Utrecht.

Escápula IZQ (1).

Descripción e interpretación.

La forma y orientación de la pars glenoidalis con respecto a la pars acromialis permite diferenciar los grupos de Rana esculenta y R. temporaria, presentando el fósil en cuestión la morfología de la primera. No sin grandes reservas, consideramos por tanto este elemento como Rana cf. ridibunda.

Las medidas de esta pieza son:

Longitud margo suprascapularis:	3.91
Longitud media (desde el margo anterior y tangente al comienzo de la pars glenoidalis):	2.43
Anchura total máxima:	7.34

.3- Atapuerca (Burgos).

Edad: Pleistoceno medio no precisado.

Material: Ver inventario en el capítulo IX.

Interpretación.

Todo el material recolectado, incluidos tres ilia muy característicos, es perfectamente concordante con la actual Rana temporaria, especie a la que se atribuyen los restos.

.4- Cueva de las Hienas (Asturias).

Edad: Pleistoceno superior antiguo. Edad precisa aún no determinada, aunque parece que antecede al Wurm III (M. HOYOS, com. personal).

Material: Colección Inst. Lucas Mallada (C.S.I.C.).

Ver tabla de la página siguiente.

Interpretación.

Al igual que el yacimiento anterior, los restos son los típicos de la actual Rana temporaria, por lo que no es necesario describirlos en detalle.

5- Rincón de la Victoria (Málaga).

Edad: Pleistoceno terminal u Holoceno.

Material: Colección Inst. "Lucas Mallada" (C.S.I.C.).

Atlas (1)

Vértebra rango posterior (1)

Ilion DER (1)

CUEVA DE LAS HIENAS (ASTURIAS).RESTOS DETERMINADOS DE Rana temporaria.

Nivel A superior.

Ilia DER (2)
IZQ (1)
Sacro (1)
V₈ (1)
Tibiofíbula (1)

Nivel B superior.

Vértebra (1)
Maxilares (frag.) (3)
Radio-ulna DER (1).
Tibiofíbula (1)

Nivel B inferior.

Ilia DER (4)
IZQ (2)
Sacros (2)
Vértebra (1)
Radio-ulnas DER (1)
IZQ (1)
Frag. fémures (2)
Frag. tibiofíbula (1)
Escápula IZQ (1)

No han aparecido restos de esta especie en las muestras estudiadas del Nivel A inferior.

Radio-ulna DER (1)
Tibiofíbulas (2)

Interpretación.

Estos restos, y en especial atlas e ilion (Lám. 8.1, fig. 5), concuerdan perfectamente con la viviente Rana ridibunda, siendo la talla del último elemento superior a la propia de R. esculenta.

7- TAXONOMIA, FILOGENIA Y BIOGEOGRAFÍA.

1- Taxonomia y filogenia.

Como ya hemos indicado reiteradamente en las páginas precedentes, dada la carencia de una infraestructura taxonómica básica para los representantes actuales del género Rana, así como la ausencia de revisión de muchas especies fósiles inadecuadamente descritas, no es posible ponderar en el estado actual de nuestros conocimientos la significación taxonómica y filogenética del registro fósil. Un intento de esta índole nos parece que carecería de la mínima base real exigible, y desde luego contradecería los objetivos de este trabajo (ver capítulos I y II) en cuanto a buscar la consistencia y el realismo en la interpretación de los fósiles, por lo que obviamente no será realizado aquí.

La gran dificultad en la interpretación del registro fósil de los ránidos estriba en que no es posible en muchos casos discriminar a niveles inferiores al de "grupo de especies". Con todo, los restos aquí examinados permiten algunas conclusiones:

1- Los ránidos están presentes en Europa al menos desde el Oligoceno inferior (obs. inédita), y todo el registro examinado hasta el Plioceno está compuesto de formas morfológicamente muy cercanas al grupo actual de especies de Rana esculenta.

2- Representantes de cualquier otra especie o grupo de especies actuales aparecen fósiles tan sólo a partir del Plioceno terminal (R. latastei, **) o del Pleistoceno (restantes especies). El común denominador de todas estas formas frente

** y quizás la nueva especie en prensa por el Dr. Z. ŠPINAR.

a Rana esculenta y R. ridibunda , es su adaptación a condiciones climáticas notablemente más frías (ver capítulo XII). Es pues posible que haya que buscar su origen en las zonas más septentrionales, donde hasta el momento se carece de yacimientos batracológicos estudiados, y que por lo tanto su ausencia en el Neógeno de Europa meridional sea significativa.

2- Biogeografía.

Nos parece que la historia biogeográfica de los ránidos europeos debe atenerse a los puntos siguientes:

1- Origen. Parece muy claro (ver SAVAGE, 1973) que el área de origen de la familia fué la zona tropical de Africa. Si esto es así, dada la ausencia de la familia en América del Sur (donde sólo habita hoy día Rana, con especies derivables del componente centroamericano, y que es presumiblemente un inmigrante pliocénico, SAVAGE, 1973), es posible establecer unos límites temporales para el evento: Con posterioridad al Cretácico inferior (época hasta la que se mantienen unidos ambos continentes), y con anterioridad al Cretácico superior, cuando se data el primer registro fósil (ver sección 2-).

2- Del punto anterior se deduce que los ránidos europeos (como los de las restantes áreas no africanas) deben considerarse como inmigrantes en su origen. La época de entrada de este grupo en Europa no está determinada, aunque claramente antecede al Oligoceno inferior, cuando aparecen los primeros fósiles (obs. inédita). SAVAGE (1973) sugiere el Paleógeno inferior, pero sin embargo la evidencia derivada de la flora indica la no existencia de conexión directa entre Africa y Europa (WOLFE, 1975). La evidencia paleomastozoológica es prácticamente inexistente al respecto, dada la carencia casi absoluta de yacimientos paleocenos o eocenos en Africa, y en un notable estudio de las conexiones europeas durante el Eoceno, HARTENBERGER (1973) deja en interrogante el intercambio faunístico con Africa.

3- Como hemos indicado, el Neógeno europeo presenta formas cercanas a las del grupo de especies actual de Rana esculenta, pero no a las restantes especies actuales (salvo Plioceno superior), por lo que es posible que estas últimas, adaptadas a un clima menos cálido, procedan de las zonas más septentrionales. Si esta sugerencia es correcta, existiría en la Europa neógena una clara zonación latitudinal entre las especies de Rana.

4- Los ránidos están presentes en la península Ibérica al menos desde la misma base del Neógeno, aunque probablemente también vivieran con anterioridad, extremo éste que la carencia de yacimientos pre-neógenos nos impide comprobar. Las formas neógenas ibéricas, y en especial las tuolienses (Rana pueyoi), parecen ser diferentes a nivel específico de las encontradas en Grecia, asimilables estas últimas de forma directa a la actual R. esculenta.

5- Existe una clara regionalización en la Península Ibérica con respecto a las especies del género Rana en el Pleistoceno, como puede comprobarse confrontando los yacimientos cantábricos (ver también capítulo XII) con los más meridionales (Arganda, Rincón de la Victoria).

CAPITULO IX.

FAMILIA BUFONIDAE.

1- INTRODUCCIÓN.

Los bufónidos, y en especial el gigantesco género Bufo con sus probablemente más de 200 especies (BLAIR, 1972), constituyen quizás el grupo de anuros mejor conocido zoológicamente. Gran número de estudios dispersos, que varían desde la osteología a la bioquímica o a la acústica etológica, han sido recientemente integrados a fin de proveer un tratamiento multidisciplinar que permita el esclarecimiento de su historia evolutiva. Esta obra, editada por BLAIR (1972), es sin duda tremendamente positiva, si bien numerosos problemas de importancia capital no encuentran allí respuesta.

La historia evolutiva y biogeográfica de este grupo en Europa es en concreto muy confusa actualmente, aunque paradójicamente el modelo resultante de nuestros datos se ha mostrado relativamente simple.

2- FORMAS VIVIENTES.

.1- Introducción y diagnosis familiar.

Los bufónidos, al igual que los ránidos, son muy difíciles de diagnosticar como conjunto por causa de su diversidad y de la existencia de grupos "periféricos" cuya inclusión puede ser objeto de discusión. Adoptaremos aquí la diagnosis de LYNCH (1973), excluyendo los rasgos no susceptibles de observación en el registro fósil. Esta diagnosis es:

- 1- 7 u 8 vértebras presacras.
- 2- Atlas fusionado a V_2 en seis géneros**, libre en el resto.

** Atelopus, Cacophryne, Dendrophryniscus, Melanophryniscus, Oreophrynella, Pelophryne y Rhamphophryne.

- 3- Sacro fusionado al urostilo en Laurentophryne, Nectophryne, Pelophryne, mayoría de Rhampophryne, y Woltertorffina; libre en los restantes.
- 4- Centra vertebrales procélicos.
- 5- Tipología intercotilar del atlas II/III.
- 6- Diapófisis sacras ensanchadas.
- 7- Urostilo sin procesos transversos, salvo anomalías.
- 8- Carencia de costillas en adultos o subadultos; procesos transversos de las vértebras presacras anteriores alargados en algunos géneros, incluido parte de Bufo.
- 9- Arcos neurales imbricados.
- 10- Cintura escapular arcífera.
- 11- Escápula no solapada anteriormente por la clavícula.
- 12- Fórmula falangeal 2-2-3-3 y 2-2-3-4-3 (*).
- 13- Tibial y fibular libres.
- 14- Dos tarsales.
- 15- Maxilar carente de dientes.
- 16- Articulación sacro-urostilar bicondilar (**).
- 17- Paraesfenoides con alas laterales.

Con excepción de zonas, en su mayoría tropicales, de Sudamérica, África y Sudasia, la distribución casi ecuménica de los bufónidos se debe al género Bufo. Los objetivos que se persiguen en este capítulo, que son en esencia la clarificación de los reemplazos faunísticos en España y su relación con los eventos europeos y norteafricanos, no requieren una discusión detallada de todos estos grupos intrafamiliares. Por ello, nos remitimos a la mencionada síntesis de BLAIR (1972), donde además se encuentra una extensa bibliografía. En lo referente a osteología comparada del género Bufo, puede consultarse TIHEN (1962, a y b) y MARTIN (1972).

**No observable en los casos de fusión sacro-urostilar o en las anomalías.

* Reducción en Pelophryne, Crepidophryne, Didynamipus y quizás otros.

En la preparación y elaboración de este capítulo se han examinado gran número de bufónidos europeos, africanos y asiáticos (ver apéndice 2), si bien no nos ha sido posible estudiar la totalidad de las especies descritas en las dos últimas áreas. En las secciones comparativas de nuestras descripciones paleontológicas saldrá a relucir este material, pero es conveniente fijar antes la morfología de los representantes europeos actuales, así como delimitar la variación de los elementos recuperados más frecuentemente en estado fósil.

.2- Diferenciación osteológica de los bufónidos europeos.

En el caso de Bufo, no es posible utilizar material procedente de egagrópilas de Tyto alba para la determinación de la variabilidad de los caracteres, pues en ninguna población por nosotros examinada ha aparecido resto alguno de este grupo. Las notas que siguen están pues basadas en corto número de ejemplares. Con respecto al ilium, que es con mucho el más útil en taxonomía paleontológica, ha sido posible determinar su variabilidad en Bufo bufo y (en menor medida) B. calamita mediante el examen de muestras fósiles numerosas del Pleistoceno de la Cueva de las Hienas y Atapuerca (ver sección 5-). La seguridad de la atribución de este último material es prácticamente total, por haberse conservado muchas piezas claramente diagnósticas que no aparecen normalmente como fósiles.

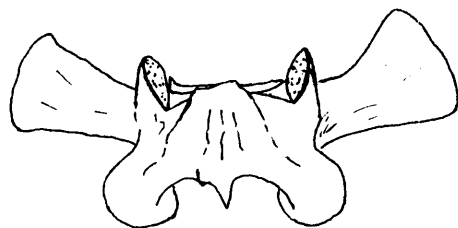
Atlas. Lámina 9.1, fig. 1 a 6. Lám. 9.2, fig. 6, 7 y 8.

Relación intercotilar del tipo II; cóndilo posterior muy aplanado. La fusión a V_2 aparece como anomalía. Las tres especies europeas son similares en este elemento, careciendo de diferencias cualitativas notables. Algunas estructuras pueden diferenciarse sin embargo por el grado de desarrollo: El cóndilo posterior de B. viridis es proporcionalmente más aplanado y ensanchado que el de B. calamita, y éste a su vez sólo muy ligeramente más que B. bufo. Las postzigapófisis de B. viridis tienen un desarrollo menor que en las otras especies, y

están acompañadas de una pequeña expansión de la pared lateral del arco neural, que delimita una pequeña cavidad. Bufo calamita presenta débilmente este carácter, y B. bufo sólo de forma muy rudimentaria.

Vértebras presacras.

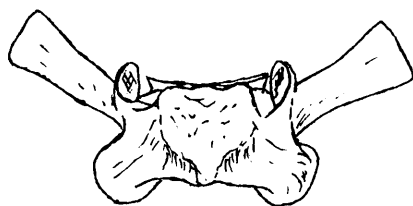
V₂.



B. calamita.

Las figuras de esta página permiten apreciar las diferencias entre las tres especies en cuanto al ensanchamiento distal de los procesos transversos, claramente menor en B. bufo. Las prezigapófisis de B. viridis, en correspondencia con la situación en el atlas, son más pequeñas.

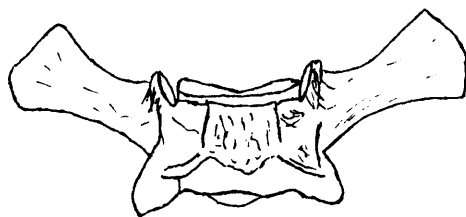
V₃.



B. bufo.

Los procesos transversos de B. calamita son cilíndricos y algo más gruesos en proporción que los de B. bufo. Los procesos transversos de B. viridis son mucho más aplanados.

V₄₋₈.





B. viridis.

Los condilos posteriores muy robustos son característicos del grupo.

Sacro.

El cotilo anterior en B. calamita y B. viridis es algo más

ancho y menos alto que el de B. bufo, que tiene además un ensanchamiento diapofisario menor. Bufo calamita y B. viridis presentan una fosa dorsal en el comienzo de cada ala con mayor desarrollo que en B. bufo. A este respecto, la forma de las neurapófisis (B. calamita y B. viridis  ; B. bufo ) hace que el carácter anterior esté más acusado. Las características citadas presentan sin embargo una gran variabilidad en la Cueva de las Hienas (Asturias).

Urostilos.

Los cotilos de B. calamita y B. viridis son más anchos y menos altos que los de B. bufo, que los presenta casi circulares y tangentes, según se observa además mediante una comparación de índices:

Medida.	'B. calamita '	B. bufo	' B. viridis '
Anch. cotilos	2.75	2.66	2.66
Alt. cotilos	1.20	1.33	1.10
$\frac{\text{alt} \times 100}{\text{anch.}}$	43.6	50.0	41.3
Alt. restante hasta el final de la cresta	2.58	2.77	2.28

La cresta dorsal de B. bufo es en proporción algo más larga. B. calamita suele presentar una cresta dorsal algo más baja y robusta que las otras especies. El arco neural de la primera vértebra postsacra es en esa última especie algo globoso, y presenta además fusión total casi constante de los dos cotilos, por lo que en cierto sentido puede considerársele como tendente incipientemente a la adquisición de una relación sacro-urostilar del tipo monocondilar.

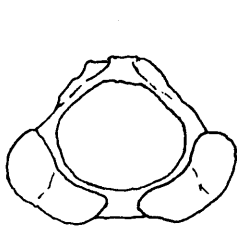
Escápula.

Este elemento es muy similar en las tres especies, sin cresta anterior y con un gran sinus interglenoidalis visible

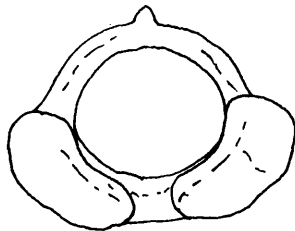
LÁMINA 9.1.-Búfónidos actuales de Europa. Osteología.

- Figuras 1 y 2- Bufo viridis. Atlas, normas anterior y ventral.
- Figuras 3 y 4- Bufo bufo. Atlas, normas anterior y ventral.
- Figuras 5 y 6- Bufo calamita. Atlas, normas anterior y ventral.
- Figuras 7 y 10- Bufo bufo. Ilion derecho, normas lateral externa y sinfisaria.
- Figuras 8 y 12- Bufo viridis. Ilion izquierdo, normas lateral externa y sinfisaria.
- Figuras 9 y 11- Bufo calamita. Ilion derecho, normas lateral externa y sinfisaria.

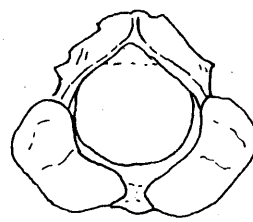
LAMINA 9.1



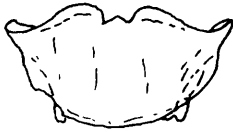
1



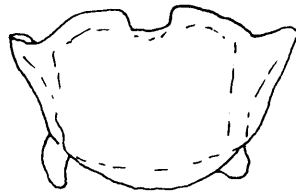
3



5



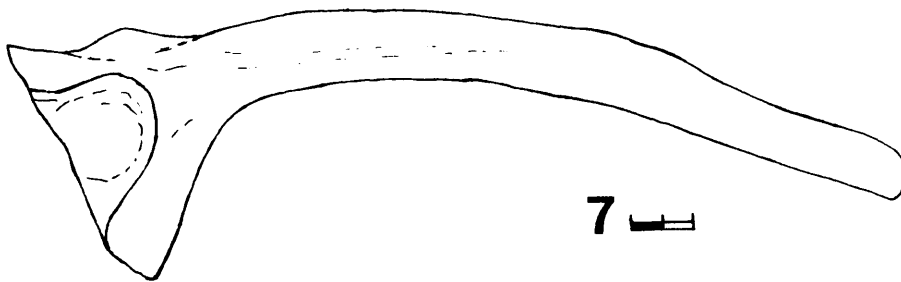
2



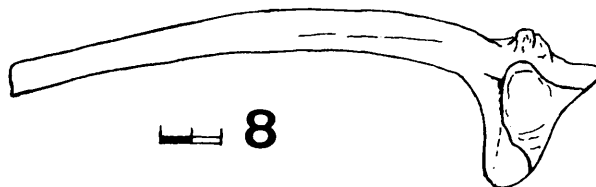
4



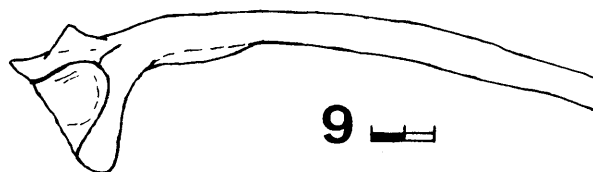
6



7



8



9



10



11



12

lateralmente. En B. calamita de forma bien desarrollada, algo menos en B. viridis y muy rudimentaria en B. bufo, se presenta una cavidad pequeña en el borde ventral de la unión del margo posterior con la pars glenoidalis. Esta fosa corresponde al origen tendinoso del caput scapulare del M. anconaeus (RITLAND, 1955 b).

Ilion. Lámina 9.1, fig. 7 a 12.

Tuber superius: En B. calamita es prominente y unilobulado. En B. bufo es unilobulado, aunque a veces aparecen valles internos rudimentarios, y generalmente rebajado y no prominente. B. viridis presenta un tuber prominente y bilobulado, en ocasiones algo "ganchudo" (*).

Pars descendens: No existen diferencias significativas. En los tres taxones se muestra con un desarrollo moderado en cuanto a extensión, por relación a otras especies del género.

Fosa preacetabular: Esta fosa forma el borde anterior del acetábulo en la zona de unión con el sector más dorsal de la pars ascendens. Está muy desarrollada en B. viridis, bastante menos en B. calamita, y prácticamente no existe en B. bufo.

Pars cylindriformis: El sector proximal de la pars cylindriformis es relativamente robusta en B. bufo. B. calamita presenta la peculiaridad muy característica de desarrollar una lámina en sentido latero-externo en este sector. Estructuras quizás homologables, pero sin llegar a este grado de desarrollo, aparecen en B. viridis (y menos frecuentemente en B. bufo) en forma de un surco longitudinal en ese sector.

Estos ilia carecen todos de tuber interilíaco, cresta dorsal, y foseta supracetabular desarrollada.

* No se ha podido confirmar la presencia de un dimorfismo sexual en esta bilobulación, tal como sugiere NEMEČ (1973).

Húmero.

El incurvamiento diafisario está sujeto a dimorfismo sexual, siendo mayor en las hembras. Dentro de cada sexo, B. viridis presenta diáfisis algo más esbeltas y rectas. La curvatura de B. calamita es mayor, así como el tamaño relativo de los epicóndilos y eminentia capitata. Esta última especie presenta además un rudimento de cresta paraventral, que es casi inexistente en las otras especies.

Estos elementos presentan un pequeño reborde (cresta) longitudinal en el sector proximal interno, bien marcada en B. bufo y muy rudimentaria en B. viridis y B. calamita.

El dimorfismo sexual afecta profundamente al húmero de estos animales, produciendo un desarrollo muy marcado de las crestas distales en los machos, que permanecen sin embargo en el mismo plano, sin sufrir incurvamiento dorsal como en Rana.

Radio-ulna.

Las 3 especies muestran gran similitud en este elemento. La fossa radii está mejor marcada en B. viridis, aunque en todos está bien desarrollada.

Fémures.

La crista femoris se divide, formando un triángulo, en B. bufo, mientras que en B. viridis o B. calamita no se forma esta estructura, o bien aparece muy incipientemente.

Tibiofíbulas.

El borde interno forma una arista de forma más visible en B. bufo que en B. calamita o B. viridis, aunque el carácter es muy variable y quizás esté sujeto a dimorfismo sexual.

En otros elementos no se han observado diferencias notables, a excepción de los craneales que se tratarán posteriormente.

3- FORMAS FÓSILES DESCRITAS.

Es conveniente seguir en esta sección un criterio geográfico:

.1- Sudamérica.

Los bufónidos fósiles más antiguos en este área, y en el mundo, proceden del Paleoceno de Brasil, y están siendo estudiados actualmente por el Dr. R. ESTES (San Diego, EE.UU.). En este material se presenta el mismo Bufo con formas atribuibles a grupos de especies vivientes (ESTES, com. pers.; ESTES y REIG, 1973). Bufo se encuentra diversificado ya en esta época.

Neoprocoela edentata, del Oligoceno inferior argentino, fué descrito por SCHAEFFER (1949), quien lo consideró un leptodactílido sin dientes y con algunos rasgos bufonoides. TIHEN (1962a) atribuye esta especie a Bufo, y nota similitudes con el grupo de especies de B. calamita. LYNCH (1971) lo considera claramente como leptodactílido. ESTES y REIG (1973) apoyan a la interpretación de este fósil como Bufo. Nuevo material está siendo estudiado por R. ESTES, y es aún prematuro el asignar inequívocamente su relación con el grupo de B. calamita (R. ESTES, com personal).

Se han encontrado en el Mioceno superior de Colombia restos de Bufo casi idénticos al viviente B. marinus (ESTES y WASERSUG, 1963).

.2- Norteamérica.

Los primeros restos de Bufo aparecidos en Norteamérica son los del extinto B. praevius (TIHEN, 1951; HOLMAN, 1967), que no muestran aparentemente ninguna similitud especial con las especies paleárticas (TIHEN, 1972). Este animal procede del Mioceno inferior de Florida. ESTES y TIHEN (1964) describen dos especies de Bufo de edad finimiocena en Nebraska.

Un registro relativamente abundante se ha encontrado en el Plioceno, atribuible en general a grupos de especies actuales (ver revisión en TIHEN, 1972). Uno de ellos, por el contrario, no muestra similitud con estos grupos americanos, pero si en cambio con el grupo de especies de B. calamita. Este curioso animal, Bufo alienus, fué descrito por TIHEN (1962a) con base en un único ilium que presenta una expansión en forma de lámina en el sector proximal de la pars cylindriformis. Un desarrollo de tal estructura sólo se conocía en el viviente B. calamita. En ausencia de restos más numerosos, es prematuro atribuir a este rasgo una especial significación, que pudiera reflejarse en la taxonomía de este resto, pues la tendencia hacia la adquisición de esta estructura si puede en cambio observarse en otras especies, y existe por tanto la posibilidad de su adquisición convergente.

El registro pleistocénico norteamericano es numeroso, comprende especies vivientes, y su examen detallado excedería los límites de este trabajo.

.3- Africa.

Los primeros restos de Bufo en estado fósil en el continente proceden del yacimiento marroquí de Beni-Mellal (MN 7), descritos por VERGNAUD-GRAZZINI (1966). Dos especies parecen estar presentes, una idéntica en todo lo observable salvo pequeños detalles al viviente B. regularis, y otra similar a B. bufo.

Ningún otro resto de Bufo ha sido encontrado en el terciario africano, si bien los yacimientos estudiados son muy pocos.

.4- Europa.

a- Paleógeno.

A pesar de citas anteriores, nuestras investigaciones sobre materiales publicados e inéditos muestran que no existe en Europa resto alguno paleógeno atribuible a la familia Bufo

nidae, si bien nuestro material es muy escaso para el Oligoceno superior, época a la que por lo tanto no hacemos extensiva la afirmación anterior.

Diversos taxones han sido atribuidos por KUHN (1941) a esta familia. Como veremos en el capítulo siguiente, este estudio merece poca confianza, y en cualquier caso la presencia de dentición maxilar excluye su pertenencia a los bufónidos (ver además TIHEN, 1972; HECHT, 1963; y ESTES 1970 a). La presencia de bufónidos en el Eoceno de Geiseltal no está pues probada.

Ya hemos comentado (capítulo IV) el supuesto bufónido de Dormaal y Hoogbutsel (HECHT y HOFFSTETTER, 1962), que se trata en realidad de una mezcla de piezas de paleobatrácidos y pelobátidos. El estudio efectuado personalmente de una numerosa muestra de Hoogbutsel nos reafirma en la realidad de la rectificación de VERGNAUD-GRAZZINI y HOFFSTETTER (1972) sobre la nota preliminar (HECHT y HOFFSTETTER, op. cit.). Hemos podido disponer además de material de yacimientos del Eoceno terminal británico (Whitecliff Bay y Headon Hill, Isla de Wight), cuya composición faunística es idéntica a las del Paleógeno belga (Eopelobates y Palaeobatrachus), y que carecen de bufónidos.

FILHOL (1876) designa bajo el nombre de Bufo servatus un molde externo de batracio de las fosforitas de Quercy, basándose en la presencia de unas supuestas parótidas. Como indica TIHEN (1972) citando referencias anteriores, estas supuestas parótidas no son visibles y los restos no pueden en realidad identificarse con ninguna confianza.

Con respecto al apartado anterior, los diversos yacimientos del área de Quercy que hemos examinado (ver capítulo IV), con un volumen total de fósiles realmente grande, y que además proceden de brechas de relleno kárstico (tafocenosis óptima para Bufo), se han mostrado totalmente estériles en cuanto a la presencia de esta familia. Esta serie de yacimientos, tan-

to anteriores (Oligoceno inferior) como posteriores (Oligoceno medio) a la "grande coupure", parecen pues carecer de bufónidos. En adición al material por nosotros examinado, la familia tampoco es citada en la última lista faunística de estos yacimientos (DE BONIS et alii, 1973). Entre las formas presentes, sólo los ilia de microhiloideos, si el material es fragmentario, pueden confundirse con los de Bufo.

b- Neógeno.

En la sección de taxonomía de este capítulo comentaremos los supuestos bufónidos de la subfamilia Platosphinae de FEJÉRVÁRY (1917), pero podemos adelantar que o bien carecen de validez por basarse en ejemplares anómalos de Bufo (como Platosphus), o bien pertenecen claramente a otras familias (Pliobatrachus, Diplopelturus, Bufavus).

TSCHUDI (1837) describe Paleophrynus gessneri en el yacimiento clásico de Oeningen (MN 7). El resto no ha sido nunca revisado en profundidad, pero parece ser al menos en aceptación un auténtico Bufo (KUHN, 1962, 1971; TIHEN, 1972; ŠPINAR, 1972), y en opinión de TIHEN (1972) similar a B. bufo. Protophrynus Pomel fué considerado por FEJÉRVÁRY (1917) como bufonino, pero posteriormente rectifica, dejándolo en incertae sedis.

Bufo bufo ha sido descrito en el yacimiento de Polgardi (MN 13; BOLKAY, 1913). Esta especie y B. viridis se conocen también en el Plioceno y Pleistoceno de Hungría (BOLKAY, 1913; KRETZOI, 1956)

Bufo tarloi (MLYNARSKI, 1960, 1962) se basa en una asociación equívoca de piezas de Pliobatrachus y discoglósidos (VERGNAUD-GRAZZINI y MLYNARSKI, 1969), por lo que no será considerado aquí.

c- Pleistoceno.

Las tres especies vivientes se han recolectado en niveles pleistocénicos (ver revisión en RAGE, 1972, 1974). En

una ocasión (NEMEČ, 1973), se ha descrito una subespecie nueva de Bufo viridis. En ausencia de datos precisos de variabilidad osteológica, no nos parece recomendable trabajar a nivel sub-específico con restos fósiles de esta familia.

.5- Asia.

RAGE y SEN (1976) mencionan la existencia de Bufo cf. viridis en el Plioceno superior de Anatolia. Los únicos otros restos asiáticos, fide TIHEN (1972), son ya pleistocénicos; Bufo bufo y Bufo raddei en China (PEI, 1940) y B. bufo en Japón (SHIKAMA y OKAFUJI, 1952). (*)

* Ver referencias bibliográficas en TIHEN (1972).

4- ANÁLISIS DE YACIMIENTOS NO HISPÁNICOS.

La familia Bufonidae, con un tipo de vida muy terrestre, se presenta raramente como fósil en tafofenosis que no sean de rellenos kársticos, por lo que en las épocas de las que no se cuenta con estos depósitos conocidos, aparece sólo esporádicamente.

Restos de esta familia han aparecido inequívocamente en las muestras examinadas directamente por nosotros de los yacimientos franceses de Vieux-Collonges (MN 4 b), La Grive M (MN 7), La Grive L3 (MN 8) y Sète (MN 15), todos kársticos. Como hemos indicado en el capítulo IV, al estar estas faunas inéditas en periodo de estudio por otros, no nos parece conveniente incluir aquí descripción alguna.

a- Yacimientos terciarios.

.1- Ano Metochi 3 (Grecia).

Edad: Turolense terminal, MN 12 o más probablemente 13 (MEIN, 1975).

Material: Colección Universidad Estatal de Utrecht.

Sacro (1).

Radio-ulna (1).

Descripción e interpretación.

El sacro está a falta de ambas diapófisis. Cóndilos posteriores no totalmente unidos; neurapófisis en forma de cresta bien marcada de aspecto triangular. Cótalo anterior grande y no muy aplanado. La radio-ulna presenta una fossa radii profunda y situada muy anteriormente.

El material permite su atribución genérica a Bufo, pero es excesivamente escaso como para permitir una atribución específica precisa, aunque la forma de los cóndilos posteriores

permite diferenciarlo de B. calamita.

.2- Spilia 3 (Grecia).

Edad: Rusciniense medio, MN 14 o 15 (MEIN, 1975).

Material: Colección Universidad Estatal de Utrecht.

Ilia.Der (1)

Izq (1)

Urostilos (2)

Húmeros Der (1)

Izq (1)

Vértebras post. (3)

Descripción e interpretación.

Los ilia presentan las típicas características de Bufo. Ambos están a falta de la pars descendens y de la pars ascendens. El derecho, aunque algo rodado, presenta un tuber superior claramente bilobulado, y ambos ilia tienen bien desarrollada la fosa preacetabular.

Los urostilos aparecen fragmentados, a falta del sector dorsal de la cresta. Los cotilos, tangentes en un caso y con fusión incipiente en el otro, tienen también sus bordes algo deteriorados. La cara dorsal de la pars cylindriformis es muy plana, y el arco neural no presenta globosidad. Los húmeros, únicamente sectores distales atribuibles a un individuo macho y uno hembra, concuerdan con Bufo, y se diferencian de los de B. calamita en el menor desarrollo epicondilar. Otros elementos conservados, concordantes también con Bufo, no permiten atribución específica.

Por los rasgos conservados, en especial en el ilion, este material se asemeja mucho más a B. viridis que a cualquier otra especie. Estos restos no son sin embargo lo suficientemente informativos como para probar esta asimilación a la especie

viviente de forma inequívoca, por lo que el status taxonómico adecuado en este caso es el de Bufo cf. viridis.

.3- Csarnota (Hungria).

Edad: MN 15 (MEIN, 1975).

Una pequeña muestra de este yacimiento, en la colección de la Universidad Estatal de Utrecht, nos permite comprobar la existencia de Bufo viridis. La fauna batracológica de este yacimiento ya ha sido publicada por BOLKAY (1913), quien dispuso de muchos más restos, por lo que remitimos a ese trabajo.

b- Yacimientos pleistocénicos.

Las faunas pleistocénicas son en general idénticas a las actuales en el plano taxonómico (RAGE, 1974), por lo que hemos centrado esta sección en el estudio de yacimientos propios de islas, que por sus condiciones de aislamiento presentan la máxima probabilidad de que aparezcan endemismos de gran interés filogenético. En ocasiones esta presunción ha resultado correcta (ver Baleaphryne en Mallorca, capítulo IV), pero no ha sido así en el caso de los bufónidos. Con todo, estos datos son de gran importancia para el esclarecimiento futuro de la historia biogeográfica precisa de estos animales en el Mediterráneo, problemática de la que hasta la presente redacción se carecía casi totalmente de datos. Incluimos también en esta sección los yacimientos pleistocénicos de Grecia continental, por ser esta área europea igualmente desconocida en su componente batracológico fósil.

.1- Kaiafa (Grecia).

Edad: Pleistoceno medio.

Material: Colección Universidad Estatal de Utrecht.

Vértebra posterior (1).

Radio-ulna (1).

Descripción e interpretación.

El tipo de centrum de la vértebra, típico de Bufo, así como la radio-ula, de gran tamaño y con fossa radii pronunciada, indican la presencia de este género en el yacimiento. No es posible con sólo estos restos el determinar la especie o grupo de especies a que pertenecen, aunque el tamaño de ambos elementos y el aspecto cuadrangular del arco neural en norma dorsal recuerdan más la morfología de B. bufo. Este material debe quedar pues como Bufo sp.

.2- Varkiza I (Grecia).

Edad: Pleistoceno indeterminado.

Material: Colección Universidad Estatal de Utrecht.

Ilia Der (1)

Izq (1)

Húmeros Der (1)

Sacro (1)

Radio-ulnas Izq (2)

Vértebras (4)

Descripción e interpretación.

Ambos ilia son fragmentos proximales. Tuber superius situado encima de la cavidad acetabular, bilobulado y con valle anterior. Fosa preacetabular bien desarrollada. Pars descendens moderadamente ensanchada. Carecen de cresta dorsal y de tuber interilíaco. Esta morfología es perfectamente concordante con la del viviente B. viridis, y según hemos visto anteriormente, diferencial con respecto a las otras especies europeas.

El único sacro hallado está a falta de parte de las diapófisis, pero en el comienzo conservado del ala izquierda se aprecia la existencia de una fosa dorsal desarrollada del tipo de la de B. viridis, especie con la concuerda también por

el tipo de neurapófisis.

El pequeño fragmento de húmero, las radio-ulnas (con la fossa radii bien marcada), y las vértebras (una de rango V_{7-8} y una V_{3-4} por analogía a B. viridis) concuerdan con Bufo, pero no permiten una atribución más detallada.

Los restos descritos pueden pues atribuirse a B. viridis con relativa confianza.

.3- Varkiza II (Grecia).

Edad: Pleistoceno indeterminado.

Material: Colección Universidad Estatal de Utrecht.

Ilia Der (1)

Izq (2)

Húmeros Der (1)

Izq (1)

Descripción e interpretación.

Los ilia concuerdan con los propios de B. viridis, especialmente en morfología del tuber superius, que es prominente y bilobulado, así como en el desarrollo de la fosa preacetabular (**). Se diferencian de B. bufo en ambos caracteres, y de B. calamita además en la carencia de lámina lateral en la pars cylindriformis.

Los húmeros, ambos atribuibles a un individuo (s) macho (s), concuerdan igualmente con B. viridis. La fossa cubitus ventralis es ancha y poco profunda.

**Origen en parte del tendón vastus internus del M. triceps femoris (HOLMAN, 1965).

.4- Tourkobounia (Grecia).

Edad: Pleistoceno indeterminado.

Material: Colección Universidad Estatal de Utrecht.

Ilium izq (1)

Húmero izq (1)

Sacro (1)

Vértebras rango V₅₋₈ (3)

Tibiofíbulas (2)

Descripción e interpretación.

El ilion conservado, aún a falta de la sínfisis y parte del sector ventral de la pars descendens, permite la atribución de este material a B. viridis, con el que concuerda en tamaño y en los caracteres morfológicos observables: tuber su perius prominente, bilobulado, fosa preacetabular pronunciada, pars cylindriformis sin expansión lateral, etc..

El sacro, del que no se han conservado parte de las diapófisis, concuerda asimismo con B. viridis en el desarrollo de una fosa dorsal, y en la forma de la neurapófisis.

Húmero (muy deteriorado) y vértebras (rangos V₆, V₄₋₅ y V₅₋₈), presentan la morfología típica de Bufo. Las tibiofíbulas concuerdan también con las propias de los bufónidos en tamaño y aplanamiento, y se atribuyen asimismo al restante material en base además a que esta forma es la única presente en el yacimiento por el momento.

.5- Ghardalam (Malta).

Edad: Pleistoceno no determinado.

Material: Colección Universidad Estatal de Utrecht.

Atlas (1)

V₂ (2)

V₅₋₆ (2)
 V₇₋₈ (1)
 Ilia Der (2)
 Húmeros Izq (2)
 Radio-ulna Der (1)
 Fémur Izq (1)
 Tibiofíbula (1)

Descripción e interpretación.

El único atlas recolectado se presenta fusionado a V₂. Esta anomalía es frecuente en bufónidos, y será descrita en la sección siguiente de este capítulo. Los cotilos de esta pieza son algo desiguales de tamaño, lo que le da un aspecto ligeramente asimétrico. Las medidas principales que pueden tomarse son:

Anch. máxima cotilos (estimación cercana):	5.31
Anch. espacio intercotilar:	0.64
Alt. máx. cotilo derecho:	2.15
Anch. máx. cotilo derecho:	2.49
Alt. máx. cotilo izquierdo:	1.84
Anch. máx. cotilo izquierdo:	2.18

V₂, tanto en el ejemplar fusionado al sacro como en el libre, presenta procesos transversos dirigidos hacia delante y más ensanchados distalmente que en B. bufo.

Un ilion derecho conservado casi completo, y otro fragmentario, permiten la atribución de estos fósiles a B. viridis. El tuber superius es sin embargo menos prominente que en la forma más típica. Se presenta en cambio bilobulado y con la fosa preacetabular bien desarrollada. Carecen de lámina lateral en la pars cylindriformis.

Los húmeros están muy deteriorados, y el restante material, concordante con Bufo, no contribuye al diagnóstico de estos restos. Excepción parece el fémur, con una crista femoris muy desarrollada y diferencial con respecto a B. bufo.

.6- Kaap Pyla (Chipre).

Edad: Pleistoceno indeterminado.

Material: Colección Universidad Estatal de Utrecht.

Húmero derecho (1)

Vértebras (3)

Descripción e interpretación.

Las vértebras, de rango V_{4-6} , son perfectamente concordes con las propias de Bufo, pero no permiten mayor precisión. El húmero está excesivamente deteriorado, y su atribución es insegura. Estos restos deben quedar pues como Bufo sp.

.7- Pili B (Córcega).

Edad: Pleistoceno superior.

Material: Colección Universidad Estatal de Utrecht.

Ilion izq. (1)

Húmero der. (1)

V_2 (1)

V_4 (1)

Descripción e interpretación.

En el ilion, la presencia de un tuber superius bilobulado y prominente, asociada a una fosa preacetabular bien desarrollada y a la ausencia de una lámina lateral en el sector proximal de la pars cylindriformis, permite su atribución a B. viridis con relativa confianza.

El húmero, perteneciente a un individuo hembra, presenta una gran eminentia capitata, que muestra distalmente la estructura "vacuolar" interna (*). Fossa cubitus ventralis ancha,

* Este tipo de preservación es muy frecuente en Bufo, pero no en otros anuros.

poco profunda, y delimitada a ambos lados. Carece de cresta paraventral, y tiene la diáfisis incurvada (rasgo asociado al dimorfismo sexual). Epicóndilos con desarrollo relativo menor que en B. calamita.

V_2 presenta la típica morfología de Bufo. Los procesos transversos no están completos, pero se observa un ensanchamiento distal muy patente. La atribución del otro resto vertebral a V_4 se basa en la condición de los procesos transversos, que se dirigen horizontalmente o incluso débilmente hacia arriba (en norma posterior) y son robustos y cilíndricos. En V_3 en cambio, se dirigen hacia abajo (ventralmente; en norma posterior), y en V_5 son relativamente mucho más finos.

Parece pues que puede establecerse la presencia del viviente B. viridis en este yacimiento.

5330829313

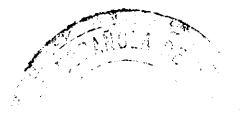
RSEHN-2343

N

4565

NUEVOS ANFIBIOS DEL NEOGENO Y CUATERNARIO DE EUROPA.
ORIGEN, DESARROLLO Y RELACIONES DE LA BATRACOFUNA ESPAÑOLA.

TOMO III. TEXTO.



5- BUFÓNIDOS DEL Terciario Español.

Aunque los restos son poco numerosos, el Neógeno español presenta una serie muy completa de bufónidos, desde la MN 4 al Pleistoceno.

ETAPA 4.

5.1- Buñol (Valencia).

Edad: MN 4 a (MEIN, 1975).

Material: Colección R. ADROVER.

Sacro (1).

Radio-ulna (1).

Descripción e interpretación.

Sacro: Únicamente se conserva el centrum. Procélico; dos cóndilos posteriores separados por una muesca bien desarrollada. Esta construcción implica una condición no fusionada de los cotilos urostilares. Ver Lám.F 5, fig. 23.

Anchura máxima: 2.68

Longitud máxima: 2.67

Radio-ulna: Fragmento proximal de radio-ulna izquierda. Fossa radii pronunciada y situada muy proximalmente en el borde de radial del collum antebrachii.

El fragmento de sacro, concordante con Bufo, puede diferenciarse de los propios de Hyla por su gran talla y por el aplanamiento del cotilo anterior. Dentro del género Bufo, y entre las especies actuales europeas, B. calamita presenta generalmente urostilos con fusión casi total entre cotilos, asociada a carencia de una muesca intercondilar pronunciada en el sacro. Este carácter es variable en B. bufo y B. viri-

dis, pues al menos el primero presenta la condición de fusión cotilar con frecuencias muy bajas. El material es excesivamente fragmentario como para permitir una determinación específica, por lo que debe quedar en espera de mayor número de fósiles como Bufo sp.

La asociación del fragmento de radio-ulna con el sacro, y su consiguiente atribución a Bufo, se realiza con grandes reservas. La radio-ulna es un elemento muy poco informativo en el plano taxonómico, y en este caso la atribución está basada en la presencia de una fossa radii profunda, que es condición general para Bufo, pero no para Rana, que es el único otro género de anfibios determinado en el yacimiento. Si la atribución es correcta, es de destacar que la posición de esta fosa es más proximal que en los bufónidos de las etapas 7, 11 y 12 del Neógeno español.

5.2- Valdemoros III B (Zaragoza).

Edad: MN 4 b (MEIN, 1975).

Material: Colección Universidad Estatal de Utrecht.
Vértebra (1).

Descripción e interpretación.

Se trata de una vértebra procélica, con el cóndilo algo deteriorado y carente por rotura de los segmentos distales de los procesos transversos. De forma cuadrangular algo ensanchada en norma dorsal, presenta sectores proximales de los procesos transversos robustos y dirigidos hacia atrás. Centrum grande y algo aplanado. Neurapófisis bien marcada en forma de cresta media longitudinal. Apice neurapofisario no alcanza el nivel distal de las postzigapófisis.

Esta vértebra concuerda perfectamente con las de Bufo en proporciones generales y morfología del centrum. El tipo de procesos transversos indica un rango V_{4-5} . Las vértebras de

este rango son muy similares entre los diversos miembros del género, por lo que la única determinación taxonómica posible en este caso es la de Bufo sp.

ETAPA 6.

5.3- Manchones (Zaragoza).

Como hemos indicado en el capítulo III, los yacimientos denominados "Manchones" y "Borja-Manchones" no han podido ser atribuidos a alguno de los dos lugares precisos de recolección (Manchones I y II) de la Universidad Estatal de Utrecht, por lo que relacionaremos el material por separado. Con todo, parece que estas diferencias de nomenclatura no deben responder a diferencias estratigráficas apreciables, siendo todo es te conjunto prácticamente sincrónico.

Edad: MN 6 (MEIN, 1975).

Material: Manchones II. Colección Universidad Estatal de Utrecht: Ilion (1).

Manchones. Colección Inst. Lucas Mallada:
Atlas (1).

Borja-Manchones: Colección R. ADROVER:
Vértebra (1).
Tibiofíbula (1).

Descripción.

El material reseñado es perfectamente concordante entre si, por lo que se considera como correspondiente a una única especie. Por razones metodológicas, y en espera de que se cla rifique la correspondencia entre estos yacimientos, se considera como base Manchones II, y el material de las restantes excavaciones se atribuye a la especie de éste.

Ilion. Lám. 9.2, fig

Lám. F 9, fig. 5.

Se trata de un ilium izquierdo completo. Pars ascendens corta. Tuber superius prominente, picudo y claramente unilobulado, careciendo de valles o fosetas internas desarrolladas. Area preacetabular de profundidad moderada. Pars descendens con desarrollo moderado para Bufo. No existe tuber interiliáco. Pars cylindriformis sin cresta dorsal, aunque con pequeño surco en la cara interna. En la cara externa del tercio proximal se presenta una depresión longitudinal con algo de globosidad ventral, aunque sin producirse una lámina lateral con el desarrollo de B. calamita.

Longitud total máxima: 24.40

Longitud borde acetabular: 3.89

Longitud sinfisaria: 6.44

Altura ápice tuber superius a borde ventral pars descendens con tangencia al acetábulo (RAGE, 1972): 3.75

Ángulo tuber superius ("peak angle", ESTES y TIHEN, 1964): 118°.

Ángulo supracetabular (ESTES y TIHEN, 1964): 148°.

Comparación.

Este ilium ha sido comparado con los propios de 22 especies de Bufo eurasiáticos y africanos, cuya lista se ofrece en el apéndice I, recayendo la máxima similitud con B. viridis y B. calamita. Entre las formas fósiles muestra similitud con B. alineus del Plioceno medio norteamericano (TIHEN, 1962).

Bufo alineus, que ha sido atribuido de forma preliminar al grupo "calamita" (sensu TIHEN, 1962), muestra pequeñas diferencias con la forma de Manchones II, centradas especialmente en el mayor desarrollo de la fosa preacetabular en la forma española, ligera asimetría del tuber superius e inferior valor del ángulo supracetabular (135°, TIHEN, 1962) en el norteamericano. Este último presenta por otra parte una expansión en lámina de la pars cylindriformis tipo B. calamita.

Con respecto a B. viridis y B. calamita, la forma aragonesa

presenta similitudes y diferencias con ambos. El fósil en cuestión se diferencia de B. calamita, acercándose a B. viridis, en el grado rudimentario de la lámina postero-externa de la pars cylindriformis. Esta característica, que discutiremos más adelante, está especialmente acentuada en las formas fósiles de la etapa 12. El ilium de Manchones II se diferencia de B. viridis, acercándose en cambio a B. calamita, en la posesión de un tuber superius claramente unilobulado. Este carácter está íntimamente ligado al desarrollo de fosetas o estriación en el tuber superius. La opinión de NEMEC (1973) acerca de la presencia de un posible dimorfismo sexual en el grado de desarrollo de estas fosetas no ha podido ser confirmado, y aunque por analogía con Bufo bufo puede ser bastante variable, la forma de Manchones II excede el presumible grado de variación de B. viridis, especie en la que además el tuber superius suele ser asimétrico, con forma ligeramente ganchuda. Un menor desarrollo de la fosa preacetabular, y una pars cylindriformis más esbelta diferencian también esta forma de B. viridis.

Las diferencias con B. bufo recaen esencialmente en un desarrollo claramente mayor de la prominencia del tuber superius, menor robustez de la pars cylindriformis y mayor desarrollo de la fosa preacetabular.

Interpretación.

Por las comparaciones realizadas parece que este fósil se sitúa claramente en el grupo de B. calamita-B. viridis, que corresponde al "grupo de especies" de B. calamita sensu INGER (1972). Muestra sin embargo diferencias con B. viridis y B. calamita, que tomadas en asociación pueden considerarse como mercedoras de una diferenciación específica.

Aunque el ilium es el elemento más informativo que se encuentra normalmente en estado fósil, siguiendo los criterios metodológicos esbozados en el capítulo II no nos parece posi-

diagnosticar en este caso una especie nueva. Las razones de esta postura son dobles: De una parte se desconoce actualmente la variabilidad de algunos rasgos morfológicos de B. viridis, que es la especie más similar, y que quizás pudieran alterar la interpretación. De otra parte, no nos ha sido posible estudiar la osteología de otras especies de su mismo grupo (sensu INGER, 1972), como son B. raddei, B. surdus, B. latastei y B. luristanica, cuyos ilia no han sido descritos, y que pudieran mostrarse idénticos al del fósil en cuestión.

La evaluación de la hipótesis de que esta forma fósil sea un "sintetotipo" de B. viridis y B. calamita no puede realizarse con el material de que se dispone actualmente.

Manchones. ATLAS.

Lám. 9.2, fig.1 a 4.

Descripción e interpretación.

Elemento completo. Las cavidades cotilares son alargadas y estrechas, de forma elíptica. Relación intercotilar del tipo II (LYNCH, 1971), con espacio intercotilar pequeño pero acentuado por una muesca bien desarrollada. Cóndilo posterior muy ensanchado y aplanado, muy poco prominente. Postzigapófisis pequeñas y verticalizadas, rodeadas de un área deprimida lateral bien marcada. Crestas neurapofisarias poco desarrolladas.

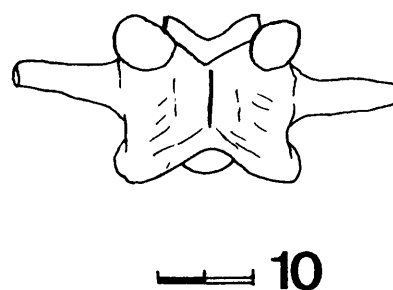
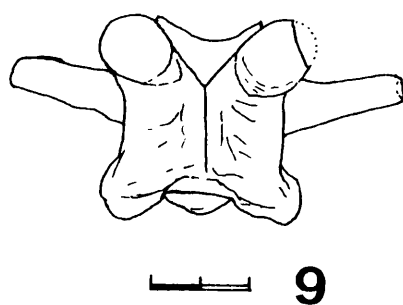
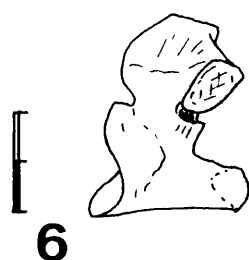
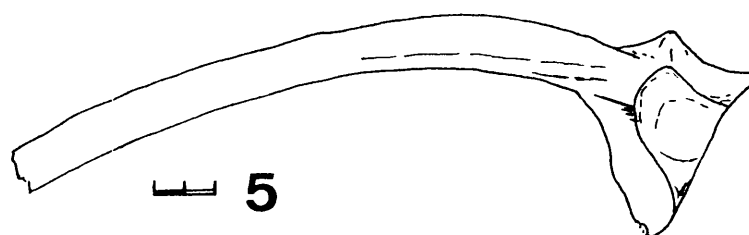
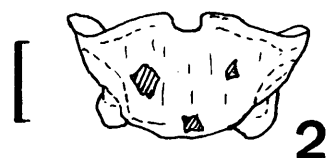
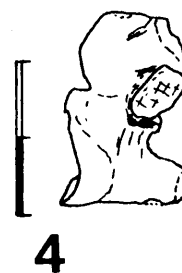
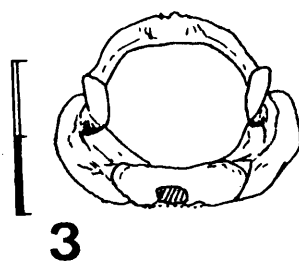
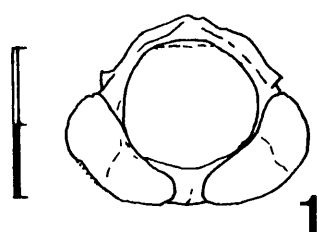
La atribución de este atlas al género Bufo parece muy clara, estando basada en todos los caracteres descritos y en especial en la morfología del cóndilo y del tipo de postzigapófisis, que son muy característicos del género.

Aunque la morfología del atlas es similar en las especies estudiadas, debe notarse que el grado de aplanamiento del cóndilo y la profundidad de la foseta circumpostzigapofisaria son

LÁMINA 9.2-

- Figura 1- Manchones. Atlas. Norma anterior.
Figura 2- Manchones. Atlas. Norma ventral.
Figura 3- Manchones. Atlas. Norma posterior.
Figura 4- Manchones. Atlas. Norma lateral.
Figura 5- Manchones II. Ilion. Norma lateral.
- Figura 6- Bufo calamita. Atlas. Norma lateral.
Figura 7- Bufo viridis. Atlas. Norma lateral.
Figura 8- Bufo bufo. Atlas. Norma lateral.
- Figura 9- Borja-Manchones. Vértebra posterior. Norma dorsal.
- Figura 10- Bufo viridis. Vértebra posterior. Norma dorsal.

LAMINA 9. 2



más similares a B. calamita y B. viridis que a B. bufo, según se aprecia en la lámina 9.2.

Anchura máxima cotilo:	1.51
Anch. espacio intercotilar:	0.33
Anchura máxima centrum:	3.32
Longitud máxima centrum:	1.67

Este atlas es por lo tanto perfectamente compatible con el ilium descrito en Manchones II.

Borja-Manchones. Lámina F 9, fig. 10.

Se conserva una vértebra completa de rango V₆₋₇. Procesos transversos orientados perpendicularmente al eje de la columna. Neurapófisis en forma de cresta media longitudinal bien marcada, sin alcanzar su ápice distal el nivel posterior de las postzigapófisis. Centrum procélico, robusto y algo aplanado.

Si bien esta vértebra puede ser adscrita con confianza al género Bufo, no es posible una determinación más afinada dada la gran similitud de este elemento entre las diversas especies.

Una tibiofíbula completa, de proporciones y robustez del tipo Bufo, presenta un borde lateral algo afilado, aunque sin el desarrollo de cresta de B. bufo, concordando tanto con B. viridis como con B. calamita (fósiles**) y otras muchas especies. Longitud total 18.45.

Estos elementos son compatibles en morfología y tamaño con la forma descrita en Manchones II, pero no son lo suficientemente informativos como para afirmar sin dudas esta atribución.

**La forma actual es menos robusta.

ETAPA 7 u 8.5.4- Escobosa de Calatañazor (Soria).

Edad: MN 7 o quizás 8 (MEIN, 1975).

Material: Colección Inst. "Lucas Mallada" (C.S.I.C.). A efectos metodológicos distinguimos entre Escobosa de Calatañazor 0 y I, por corresponder la primera a una brecha no in situ, al contrario que la segunda. El material es sin embargo idéntico en ambas.

<u>Elementos</u>	<u>' Escobosa 0 '</u>	<u>' Escobosa I '</u>
Atlas	---	1
Vértebras presacras	4	2
Sacros	2	1
Urostilos	1	1
Escápulas	---	1
Ilia	3	1
Húmeros	7	---
Radio-ulnas	2	---

Descripción.

Este material se encuentra representado en la lámina F 6, figuras 44 (atlas), 45 (sacro), 49 (urostilo) y 38, 41 y 42 ilia.

Atlas. Lámina F 6, fig. 44.

El único atlas conservado, de tamaño pequeño, presenta la morfología normal de Bufo, tal como hemos descrito anteriormente. El cóndilo muy aplanado y la cavidad circumzigapofisaria bien marcada indican una mayor similitud con B. viridis y Bufo calamita que con B. bufo, y entre ambos más estrecha con el primero.

Anchura cotilo:	2.02
Altura cotilo:	1.95
Anch. intercotilar:	0.25
Anchura centrum:	4.36
Longitud centrum:	2.22

Vértebras presacras.

Se conservan 4 elementos bastante deteriorados y 2 fragmentos de arco neural. Centra concordantes con Bufo; ápices neurapofisarios no alcanzan el nivel distal de las postzigapófisis.

Sacros. Lámina F 6, fig. 45.

Desafortunadamente, de los tres elementos conservados no se han preservado las diapófisis en ninguno. Crestas neurapofisarias muy bien desarrolladas, en especial la transversa. Muesca intercondilar poco marcada. Carecen de foseta dorsal desarrollada. Prezigapófisis grandes y bastante horizontales.

Urostilos. Lámina F 6, fig. 49.

Se conserva una mitad proximal (Escobosa 0) de tamaño muy pequeño, y un fragmento del sector articular de talla grande. La relación entre los cotilos es de fusión en el grande, mientras que el pequeño los presenta separados, sin tangencia siquiera, salvo en el punto más central donde hay una pequeña zona de fusión. Esta última condición debe interpretarse como una característica juvenil. Cresta dorsal robusta pero baja. Arco neural de la primera vértebra postsacra ligeramente globoso.

Escobosa 0: Anchura máxima cotilos:	1.32
Altura máxima cotilos:	0.61
Altura máxima:	1.19

La presencia de una relación cotilar de fusión, así como

un arco neural de $V_s 1$ globoso y cresta dorsal robusta pero baja, indican una mayor similitud con B. calamita-B. viridis que con B. bufo.

Escápula.

Sólo se conserva un fragmento muy pequeño, pero en el que se puede apreciar la morfología típica de Bufo: ausencia de cresta anterior; espacio interglenoidal abierto y grande, observable en normas externa e interna.

Ilia. Lámina F 6, fig. 38, 41 y 42.

Se conservan 3 elementos (2 derechos y 1 izquierdo) en Escobosa 0 y 1 en Escobosa I. Aunque no son medibles, se aprecia la presencia de dos tamaños. A pesar de la diferencia de tamaños, no hay evidencia morfológica alguna que permita intuir la presencia de dos especies, por lo que todos los restos se adscriben a la misma.

Tuber superius prominente y bilobulado. En un caso una pequeña foseta accesoria produce una condición cercana a la trilobulación. Pars ascendens muy corta; pars descendens poco desarrollada para Bufo. Foseta preacetabular profunda. Ningún elemento ha conservado el tercio proximal de la pars cylindri formis completo, pero en el único caso observable se aprecia la existencia de una depresión longitudinal externa en el sector más proximal, sin producción de lámina.

En el único medible, el ángulo supracetabular (ESTES y TIHEN, 1964) es de 145° , y la altura tuber-descendens tangente al acetábulo (RAGE, 1972) es de 1.88.

Húmero.

Se conservan únicamente fragmentos distales (2 derechos y 5 izquierdos) bastante deteriorados.

Eminentia capitata grande, presentándose incompleta al igual que el epicóndilo ulnar en todos los casos, presumiblemente terminados en cartílago, con lo que la esfericidad de la eminentia no es completa **. Fossa cubitus ventralis ancha y poco profunda. Impresión olecraneana grande pero no alargada.

Aunque concordante con Bufo, este material se presenta excesivamente deteriorado como para ser de utilidad taxonómica al nivel específico.

Radio-ulnas.

Dos fragmentos proximales, uno de cada lado, pueden ser asociados a esta especie al presentar una fossa radii profunda.

Discusión.

Los ilia aparecidos concuerdan con los propios del grupo de especies de B. calamita-B. viridis, no existiendo de hecho ningún criterio sólido en la morfología observable para separarlos de los de B. viridis. Difieren en cambio de B. calamita en morfología del tuber superius (que es bilobulado) y en la probable ausencia de expansión lateral desarrollada en la pars cylindriformis, ya observable en B. calamita en el sector más proximal, del que si se ha conservado un resto en Escobosa.

Difiere de B. bufo en morfología del tuber superius, desarrollo de la foseta preacetabular y esbeltez de la pars cylindriformis.

A pesar de coincidir en angulación supracetabular, y de que la bilobulación del tuber superius es variable entre ciertos límites en la muestra de Escobosa, no parece justificado

** Esta forma de preservación humeral es muy frecuente en Bufo, pero no en otros anuros.

asimilar esta forma a la descrita para Manchones II, que aunque probablemente del mismo grupo de especies, presenta un tuber superius muy diferente.

Es de resaltar por último que aunque la mayor similitud de esta forma recae en B. viridis, no se presenta sin embargo la forma más típica de tuber superius ilíaco de la especie viviente, que es algo ganchudo. Un material más numeroso, y en especial la aparición de piezas craneales, es necesario para delimitar con certeza su pertenencia o separación de Bufo viridis. Formas idénticas se presentan en los yacimientos de Francia.

En espera por lo tanto de nuevo material, estos restos se consideran como Bufo aff. viridis.

ETAPA 11.

5.5- Masada del Valle 2 (Teruel).

Edad: MN 11 (MEIN, 1975).

Material: Colección Universidad Estatal de Utrecht.
Húmero (1).

Descripción e interpretación.

Fragmento distal de húmero izquierdo muy deteriorado. La fossa cubitus ventralis es ancha, corta y poco profunda. Impresión olecraneana redondeada y algo lateralizada. Eminencia capitata erosionada, mostrando la estructura trabecular interna. Obviamente no es posible una atribución específica, por lo que se considera únicamente como Bufo sp.

5.6- Los Aguanaces (Teruel).

Edad: MN 11 (MEIN, 1975).

Material: Colección R. ADROVER

Fémur (1).

Descripción e interpretación.

La atribución de este fragmento central de fémur es ciertamente muy insegura, debido a la relativamente alta homogeneidad de este elemento en todos los anuros. Esta pieza presenta una crista femoris extraordinariamente grande y larga, proporcionalmente mayor que la de cualquier otro anfibio examinado en este trabajo. En la lámina 9.3 de la página siguiente se compara este resto con una selección de fémures de otros anuros. Bufo presenta los elementos más similares, y en ello basamos la atribución.

5.7- Vivero de Pinos (Teruel).

Edad: MN 11 (MEIN, 1975).

Material: Colección R. ADROVER.

Sacro (1)

Vértebra presacra (1)

Húmeros (3)

Descripción e interpretación.

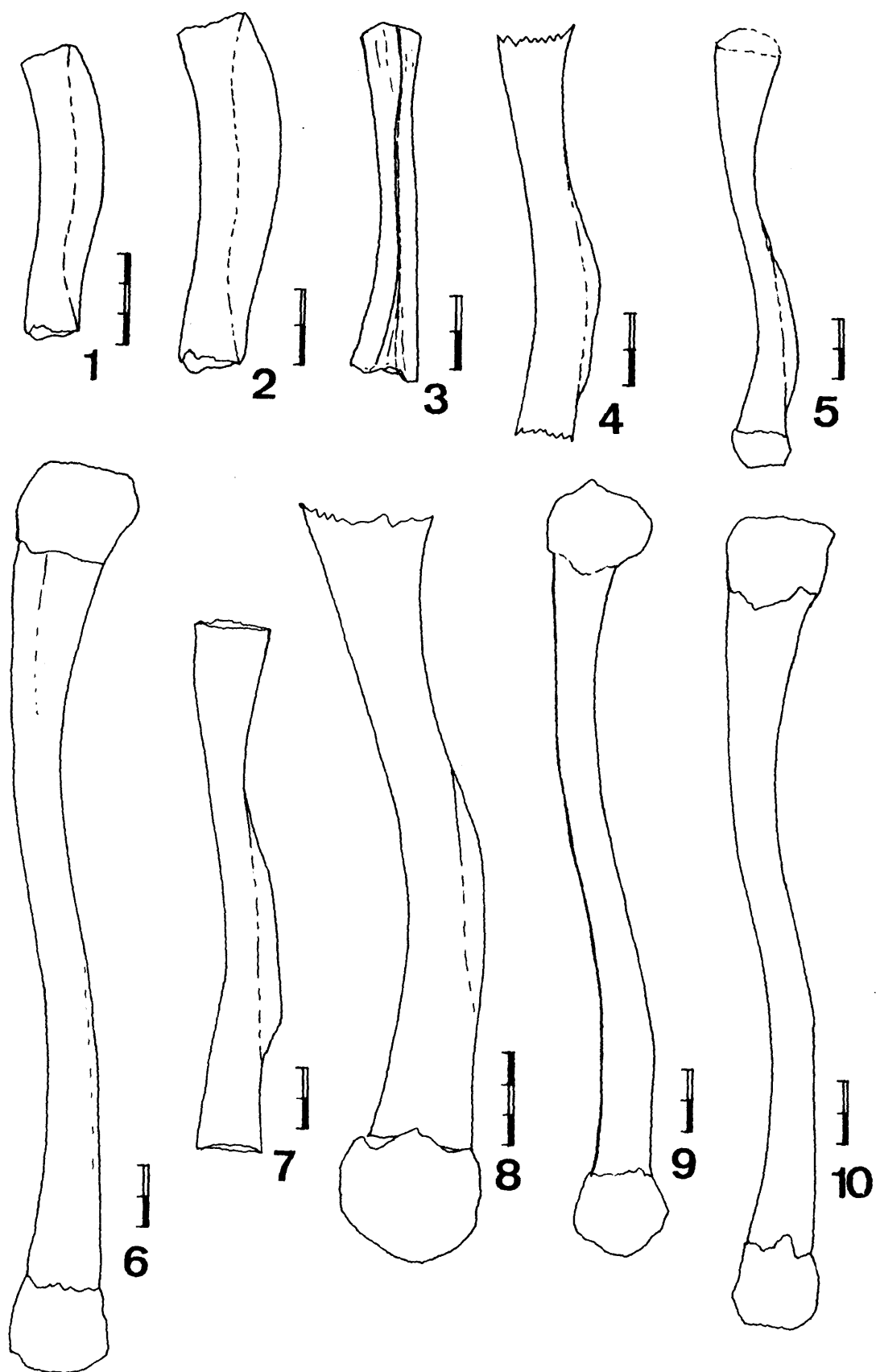
La vértebra presenta el típico centrum de Bufo, y una neurapófisis posteriormente muy ancha (norma dorsal), adquiriendo la forma triangular. Los procesos transversos no se han conservado, por lo que no puede delimitarse su rango preciso, aunque por el tipo de neurapófisis probablemente sea anterior.

Del sacro se conserva únicamente el centrum, con los condilos posteriores bien diferenciados por muesca. Tres fragmentos distales deteriorados de húmero, aunque concordantes con Bufo, no permiten mayor atribución. Todo este material se considera como Bufo sp.

LÁMINA 9.3-FÉMURES DE ANUROS.

- Figura 1- Cf. Bufo. Los Aguanaces. Norma lateral. X 5.
Figura 2- Cf. Bufo. Los Aguanaces. Norma lateral. X 6.
Figura 3- Cf. Bufo. Los Aguanaces. Norma anterior. X 6.
- Figura 4- Bufo calamita. Norma lateral. X 6.
Figura 5- Alytes obstetricans. Norma lateral. X 5.
Figura 6- Rana esculenta. Norma lateral. X 5.
Figura 7- Bufo viridis. Norma lateral. X 5.
Figura 8- Bufo bufo. Norma lateral. X 5.
Figura 9- Rana arvalis. Norma lateral. X 5.
Figura 10- Rana temporaria. Norma lateral. X 5.

LAMINA 9.3



5.8- Rambla de Valdecebro IV o VI (Teruel).

Edad: MN 11 (MEIN, 1975).

Material: Colección Universidad Estatal de Utrecht.

Escápula (1). Lám. F

Húmero (1).

Descripción e interpretación.

Una escápula izquierda de gran tamaño permite determinar la presencia de Bufo en el yacimiento. Falta por rotura gran parte del margo suprascapularis y de la pars glenoidalis. Carece de cresta del margo anterior, y es claramente bicipital con sinus interglenoidalis grande y abierto, visible en normas interna y externa.

La foseta origen del M anconaeus es poco profunda, lo que sugiere una mayor similitud con el grupo de B. bufo que con B. calamita o B. viridis. Las proporciones, hasta donde pueden ser observadas, coinciden igualmente con éste.

Un fragmento de húmero derecho de gran tamaño, que comprende únicamente la región más distal del hueso, puede ser atribuido a esta misma forma.

A pesar de que la mayor similitud de la escápula recae en Bufo bufo, el material conservado es muy escaso, por lo que debe considerarse únicamente como Bufo sp.

ETAPA 12.5.9- Concud-Cerro de la Garita (Teruel).Edad: MN 12 (MEIN, 1975).Material: Colecciones R. ADROVER (RA) y Universidad Estatal de Utrecht (UU) con arreglo a la tabla siguiente:

' Elementos	' Bufo aff. calamita '		' Bufo sp. '	
	RA	UU	RA	UU
Húmeros DER	---	2	---	---
IZQ	1	2	---	---
Radio-ulnas DER	---	---	1	6
IZQ	---	---	1	6
Vértebras presacras	---	---	---	3
Sacros	---	---	---	1
Ilia DER	---	2	---	---
IZQ	1	---	---	---
Urostilos	---	4	---	---
Tibiofíbulas	---	---	---	2

Bufo aff. calamita.Descripción.Ilia. Lám F 9, fig. 7.

Pars ascendens muy corta; tuber superius prominente, picudo y unilobulado, con su superficie interna plana. Sección proximal de la pars cylindriformis con expansión en forma de lámina lateral muy desarrollada. Foseta preacetabular profunda. La pars descendens no se ha conservado completa en ningún ejemplar.

El ejemplar más completo presenta las siguientes medidas:

Altura tuber-descendens tangente a la cavidad acetabular:
3,67

Angulo superior tuber: 110°

Angulo supracetabular: 139°

Húmeros.

Sólo se conservan fragmentos distales. Eminentia capitata grande, en la mayoría con ligera erosión distal que deja visible la estructura vacuolar interna. Fossa cubitus ventralis presente, ancha pero corta y poco profunda, con delimitación menos neta en el sector lateral. Impresión olecraneana muy ancha, corta y no picuda, en posición lateralizada. Epicóndilo ulnar de gran tamaño. Las crestas distales muestran dimorfismo sexual, ausentes en las hembras y presentes en los machos, donde aparecen sin crenulación y con muy pequeño grado de incurvamiento dorsal.

Urostilos.

Bicondilares. Cavidades articulares fusionadas entre sí formando una unidad sin separación medial, y notablemente más anchos que altos.

Cresta dorsal baja y muy robusta, con depresión media muy bien marcada. Esta cresta se inserta formando un ángulo recto con respecto a la superficie dorsal aplanada de la pars cylindricaliformis. Superficie ventral del urostilo aplanada. Sector proximal del arco neural ligeramente globoso. En un caso se presentan láminas laterales longitudinales bien desarrolladas.

Medidas	1	2	3	4
-Anchura máxima cotilos	3.92*	2.46	2.80	----
-Alt. máx. cotilos	1.64	1.10	1.20	----
-Alt. máx total	2.83	2.21	----	----

* Estimación.

Interpretación.

La morfología descrita en todos estos elementos permite atribuir con gran confianza este conjunto al género Bufo. Dentro de este género, y a pesar del gran número de especies que abarca, la posesión de ilia con lámina lateral bien desarrollada en el sector proximal de la pars cylindriformis, en asociación a un tuber superius unilobulado y prominente, son características del viviente B. calamita. Ilias similares, pero no idénticas, han sido descritos en el Plioceno norteamericano (Bufo alineus; TIHEN, 1962), y ya han sido comentados anteriormente.

Los húmeros de este animal, por el ensanchamiento relativo del epicóndilo ulnar, así como los urostilos por su posesión de una cresta dorsal baja y robusta asociada a fusión intercotilar, concuerdan igualmente con B. calamita, pero no con las otras especies de Bufo. La asociación de estos elementos entre sí parece pues muy clara.

Con todo, el material muestra pequeñas diferencias con B. calamita, al menos hasta donde alcanza nuestro material de comparación. Estas diferencias se aprecian esencialmente en una mayor robustez del fósil miocénico, lo que produce un desarrollo mayor de la lámina lateral del ilion, tuber superius y cresta urostilar. Ligeras diferencias en la foseta del tuber superius y proporciones están también probablemente asociadas a esta mayor robustez. Estas diferencias se aprecian no sólo en la comparación de esta forma turolense con las vivientes, sino también con respecto a los B. calamita pleistocénicos, como veremos en la sección siguiente de este capítulo.

No se puede desechar pues la posibilidad de que se trate de una especie nueva. De momento, y como ya hemos indicado con respecto al fósil del yacimiento de Manchones II, no es recomendable el establecimiento formal de un nuevo taxón por las mismas razones allí expresadas. Las diferencias entre los fósiles de Manchones y Concud son también netas, pues recordemos que el bufónido de Manchones carece de lámina lateral en la pars

cylindriformis ilíaca.

En espera pues de nuevo material, y en especial de piezas crâneales, esta forma debe considerarse como Bufo aff. calamita.

De cualquier forma, este material de Concud prueba que el viviente B. calamita, o una especie muy similar y presumiblemente estrechamente ligada filogenéticamente, estaba ya presente en Europa en el Mioceno superior. Los restos bajo discusión constituyen el registro más antiguo atribuible con confianza al grupo de especies en sentido restringido de B. calamita.

Bufo sp. Material atribuido.

Otras piezas de este yacimiento, si bien pertenecientes al género Bufo, no pueden ser inequívocamente asociadas a la especie descrita anteriormente, debido a su estado deficiente de conservación o a su poca eficacia taxonómica intrínseca.

Entre ellas se encuentra un fragmento de centrum sacral excesivamente deteriorado y tres vértebras de rango posterior. Entre las 12 radio-ulnas recolectadas, una de ellas se presenta con un tamaño muy superior y mayor profundidad de la fossa radii que el resto, sugiriendo la presencia de una segunda especie de Bufo, probablemente la misma forma que describiremos en el yacimiento de Los Mansuetos, donde aparecen claramente dos especies del género.

Las tibiofíbulas muestran una notable desigualdad de de tamaños en el sector distal entre tibia y fíbula (ver lámina 9.3), carácter presente en las especies vivientes europeas, aunque no tan marcado.

5.10- Los Mansuetos (Teruel).

Edad: MN 12 (MEIN, 1975).

Material: Colecciones de R. ADROVER (RA), Universidad Estatal de Utrecht (UU) y Universidad de Lyon (LY), con arreglo a la tabla siguiente:

Material	<u>Bufo aff. calamita.</u>			<u>Bufo cf bufo</u>			<u>Bufo sp.</u>		
	RA	LY	UU	RA	LY	UU	RA	LY	UU
Radio-ulnas.									
DER	--	--	--	--	--	--	5	--	1
IZQ	--	--	--	--	--	--	2	--	--
Húmeros.									
DER	3	--	--	1	--	--	2	--	1
IZQ	2	--	--	--	--	--	3	1	--
Urostilos.	4	--	--	--	--	--	1	--	--
Vértebra V ₂₋₈	--	--	--	--	--	--	1	--	--
Sacro.	--	--	--	1	--	--	--	--	--
Ilia DER	5	--	--	--	--	--	--	--	--
IZQ	2	--	--	1	--	--	1	--	--
V ₈	--	--	--	--	--	--	1	--	--

Bufo aff. calamita.

Descripción e interpretación. Lámina F 9, fig. 2 y 6.

Esta forma, en sus elementos característicos de ilium, urostilo y húmero, es exactamente idéntica a la descrita en el yacimiento de Concud-Cerro de la Garita. Los caracteres mencionados entonces se presentan igualmente en Los Mansuetos, siendo de resaltar que la condición de fusión entre los cotilos urostilares se mantiene constante. Por ello se considera como Bufo aff. calamita, especie idéntica o muy similar al viviente B. calamita. No ha aparecido en Los Mansuetos ningún elemento que nos permita precisar si existe separación específica entre ambas.

Las medidas del urostilo que han podido tomarse son:

Medidas	# 12	# 13	# 14
Anchura cotilos	2.94*	2.68*	3.46*
Altura cotilos	1.01	0.95	1.30

Este material se representa en

Bufo cf bufo.

Descripción e interpretación.

Ilion.

Fragmento proximal de ilion izquierdo. Tamaño muy grande, con tuber superius bien desarrollado pero rebajado y no picudo. Foseta proximal bien marcada en el tuber superius, fosa transversa poco desarrollada pero presente; no es bilobulado a pesar de la existencia de estos valles. Pars cylindriformis, hasta donde se observa, robusta.

Esta morfología del tuber superius, en adición al tamaño, separa nétamente esta pieza del Bufo aff. calamita del yacimiento y del viviente B. calamita, acercándole en cambio a la condición común de B. bufo. B. viridis presenta un tuber superius más prominente y bilobulado.

Húmero.

Un fragmento distal derecho pertenece probablemente a esta forma, con la que concuerda en tamaño. Distalmente erosionada, muestra la estructura vacuolar interna. Fossa cubitus ventralis pequeña en extensión, aunque algo más marcada que en el otro bufónido del yacimiento. Impresión olecraneana corta y ancha.

La diferenciación de húmeros entre las especies vivientes europeas de Bufo es difícil si sólo se dispone, como en este caso, del sector más distal. Con todo, el menor desarrollo relativo del epicóndilo ulnar y la gran talla permiten diferenciar este fragmento de los atribuibles a la otra especie de Bufo del yacimiento.

Sacro.

Un fragmento de sacro, al que le faltan ambas diapófisis, puede ser atribuido igualmente a esta forma. Prezigapófisis relativamente grandes y horizontales. Cresta neurapofisaria antero-posterior muy corta, la transversa casi perpendicular, ambas poco marcadas. Los cóndilos posteriores están erosionados.

Esta combinación de caracteres, y en especial la morfología de las crestas neurapofisarias, concuerdan con las propias de B. bufo, pero no con B. viridis o B. calamita, aunque en estos últimos se desconoce la variabilidad del carácter en series numerosas.

Bufo sp.

Varios elementos, detallados en la tabla de material, no han podido ser atribuidos a una u otra de las especies presentes por causa de su estado de conservación o de su carencia de rasgos taxonómicos diagnósticos. Es de resaltar sin embargo que no existe el menor indicio que permita pensar en la presencia de una tercera especie en este yacimiento.

5.11- Santa Barbara (Teruel).

Edad: MN 12 (MEIN, 1975).

Material: Colección Universidad Estatal de Utrecht.
Ilion (1).

Descripción e interpretación.

Bufo cf. bufo.

Se conserva únicamente un fragmento proximal de la pars cylindriformis y el tuber superius.

Tuber superius poco prominente y unilobulado, aunque con fosas internas poco marcadas. Pars cylindriformis desprovista de expansión lateral en lámina en su tercio proximal. Tamaño muy grande.

La morfología del tuber superius y la carencia de procesos en la pars cylindriformis muestran la similitud de esta forma con la sincrónica (Bufo cf. bufo) de Los Mansuetos, con la que coincide además en tamaño. Es muy diferente en cambio del otro Bufo del Turolense español, así como de los vivientes B. viridis y B. calamita.

Aunque concordante en todo lo observable con B. bufo, el material es sin embargo excesivamente escaso como para probar la asimilación inequívoca, por lo que se considera como Bufo cf. bufo. La talla de esta forma, deducida de su ilion, es ciertamente muy grande, situándose en el extremo máximo de nuestro material de comparación actual o pleistocénico.

Esta pieza se representa en la lámina F 9, fig. 9.

5.12- Los Mansuetos-Arriba (Teruel).

Edad: MN 12 (MEIN, 1975).

Material: Colección R. ADROVER.

Húmero (1).

Descripción e interpretación.

Se conserva un fragmento distal de húmero derecho, probablemente hembra, y atribuible a Bufo, pero sin que se pueda precisar su status específico.

5.13- Aljezar G (Teruel).

Edad: MN 12 (MEIN, 1975).

Material: Colección R. ADROVER.

Húmero derecho (1). Lámina F 9, fig. 1.

Radio-ulnas DER (1)

IZQ (1)

Arco neural V₇₋₈ (1)

Descripción e interpretación.

Atribuibles con relativa confianza al género Bufo, no es posible una determinación específica.

5.14- Aljezar B (Teruel).

Edad: MN 12 (MEIN, 1975).

Material: Colección R. ADROVER.

Húmero derecho (1)

Descripción e interpretación.

Este fragmento distal está excesivamente deteriorado para permitir una atribución específica, aunque los caracteres genéricos de Bufo son observables.

ETAPA 15.5.15- Sarrión-Cerro de los Espejos (Teruel).Edad: MN 15 (MEIN, 1975).Material: Colección R. ADROVER.

Vértebras presacras (2).

Sacro (1).

Urostilo (1).

Escápulas (2).

Húmeros (2).

Radio-ulna (1).

Tibiofíbulas (3).

Descripción e interpretación.Vértebras presacras. Lámina F 9, fig. 8.

V_2 : Se conserva una vértebra casi completa de este rango. Cótulo anterior muy aplanado y ensanchado; procesos transversos dirigidos hacia delante y ensanchados distalmente; neurapófisis muy ancha con rugosidad superior; prezigapófisis pequeñas.

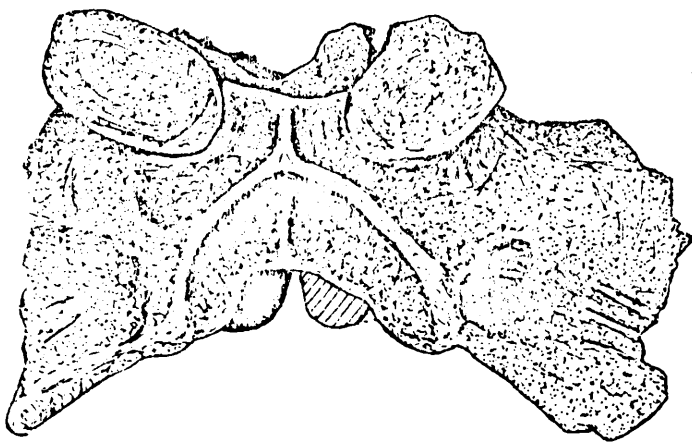
Los procesos transversos presentan un ensanchamiento mayor que los típicos de B. bufo, aunque no rebasan el extremo de variación observado para esta especie.

V_{5-7} : Un elemento puede ser atribuido a esta región de la columna. Faltan en esta pieza el proceso transverso izquierdo y parte del cóndilo. Prezigapófisis grandes y ovaladas, con un espacio entre ellas relativamente más estrecho que en Bufo bufo o B. viridis. Neurapófisis en forma de cresta medial relativamente alta, su ápice sin imbricación. En norma dorsal esta vértebra es algo más larga que ancha. Procesos transversos dirigidos perpendicularmente y algo aplanados, concordando más con B. bufo que con B. viridis o B. calamita, donde son más cilíndricos y proporcionalmente menores.

Sacro. Lám. F 9, fig. 4.

Se conserva un fragmento de sacro de gran talla, carente de gran parte de ambas diapófisis.

Las prezigapófisis son grandes y ovaladas, con sus superficies articulares formando entre sí un ángulo muy abierto en norma anterior. Este ángulo es mayor que en B. calamita, acercándose más a los propios de B. bufo y B. viridis. Neurapófi



sis compuesta de una cresta longitudinal anterior y dos transversales. Sin sobrepasar el nivel de los extremos laterales de las zigapófisis, se desarrolla una fosa dorsal en el comienzo de cada ala, con una notable profundidad. Estas fosas, que por analogía con las especies actuales debían continuarse con dos canales paulatina

mente menos profundos en la superficie dorsal de cada ala, aparecen en los vivientes B. viridis (grupo de especies) y B. bufo, en este último como veremos muy variables, estando por el contrario ausentes o muy rudimentarias en las otras especies examinadas (apéndice I). La muesca intercotilar entre ambos cóndilos está bien marcada.

Aunque por su sector proximal se aprecia que las alas debieron estar ensanchadas, no es posible comprobar en que grado, con lo que no es posible aplicar este carácter.

Este elemento se diferencia claramente de B. calamita, y queda incluido por los caracteres observables dentro de las variabilidades de B. viridis y B. bufo, con algo de mayor similitud para con el primero.

Las medidas que pueden tomarse, como estimación mínima, son:

Anchura máxima centrum: 3.95

Longitud máx. centrum: 4.21

Urostilo.

Se conserva un fragmento proximal, incluyendo la cavidad articular, pero sin arco neural o cresta. Presenta dos cotilos ensanchados con fusión parcial poco marcada entre ambas cavidades.

Anch. máxima cotilos (estimación): 3.00

Alt. máxima cotilos: 1.43

Escápulas.

Se conservan dos fragmentos de escápulas izquierdas. En ambas falta el sector del margo suprascapularis; una de ellas ha perdido parte de la pars glenoidalis y acromialis, la otra carece de un fragmento de la pars acromialis.

Típicas de Bufo, en lo observable concuerdan mejor con las propias de Bufo bufo que con B. viridis o B. calamita, en especial en la gran altura desde el borde anterior (seleniforme) de la pars glenoidalis al margo anterior, así como en el desarrollo moderado de la foseta de inserción del M anconeus.

Húmeros.

Se conservan dos fragmentos distales de húmeros izquierdos. Concuerdan con la morfología de Bufo, pero están excesivamente deteriorados como para permitir mayor precisión. Por el desarrollo de las crestas distales cada uno pertenece a un sexo.

Radio-ulna y tibiofíbulas.

Se ha preservado un fragmento proximal de radio-ulna derecha. Fossa radii profunda. Tres fragmentos centrales de tibiofíbulas concuerdan también con Bufo en tamaño y proporciones.

Todos los elementos descritos concuerdan entre sí en tamaño, dando en conjunto la impresión de un animal muy grande. No existen indicaciones morfológicas de peso que permitan intuir la existencia de dos especies.

Este conjunto es difícil de situar taxonómicamente, pues los fósiles están bastante deteriorados y no se han encontrado las piezas diagnósticas más favorables. En lo observable concuerdan con B. bufo y B. viridis, pero no con B. calamita ni otros muchos eurasiáticos y africanos (apéndice I). En espera de mayor número de restos, esta forma debe quedar como Bufo sp.

5.16- Córdoba 2 (Córdoba).

Edad: MN 15 (MEIN, 1975).

Material: Colección Universidad Estatal de Utrecht.
Vértebra presacra (1).

Descripción e interpretación.

Unicamente un fragmento de arco neural y centrum, concordante con Bufo, de tamaño grande, pero sobre la que no es posible la asignación específica.

5.17- Layna (Soria).

Edad: MN 15 (MEIN, 1975).

Material: Colección Inst. "Lucas Mallada".
Vértebra rango posterior (1).

Descripción e interpretación.

A pesar de la gran cantidad de fósiles de vertebrados, tanto de tamaño grande como pequeño, que han sido recolectados en los últimos cinco años por el equipo de la Sección de Paleontología de Vertebrados del Inst. "Lucas Mallada" en este ya clásico yacimiento, sólo ha aparecido un fragmento de anuro. Se trata de una vértebra deteriorada que concuerda con las propias de un Bufo juvenil. El rango es indeterminado pero probablemente posterior. El status taxonómico adecuado para representarla es el de Cf. Bufo.

6- BUFÓNIDOS DEL PLEISTOCENO ESPAÑOL.

A- PLEISTOCENO MEDIO.

.1- Atapuerca (Burgos).

Edad: Pleistoceno medio no precisado.

Material: Como ya hemos indicado (capítulo III), este yacimiento consta en realidad de tres localidades fosilíferas distintas, denominadas "Dolina", "Tres Simas" y "Cueva Peluda". Todas ellas pertenecen sin embargo a un mismo sistema kárstico, y se acepta su sincronismo al menos en términos geológicos (T. TORRES, com. pers.). En la excavación de este yacimiento se ha denominado "superficie" al nivel más externo tanto de "Dolina" como de "Tres Simas".

En la tabla de la página siguiente se inventaria el material de las muestras estudiadas de estas localidades, con la excepción de "Cueva Peluda", en donde sólo han aparecido hasta el momento dos húmeros izquierdos (♂ ♂) y una tibiofíbula derecha de Bufo calamita. Se han eliminado de la lista numerosas esquiras óseas que no permiten siquiera la determinación genérica.

Descripción e interpretación.

El número mínimo de individuos permite apreciar que el anfibio preponderante en "superficie" y "Dolina" es Bufo calamita, mientras que en "Tres Simas" es Rana temporaria. Esta diferencia quizás refleje únicamente la existencia de un componente mayor de egagrópilas fósiles en la última localidad, pues para Bufo, al contrario que para Rana, no es preciso invocar transporte secundario alguno que explique su presencia en el relleno kárstico (ver capítulo XII).

Junto a Bufo calamita se ha detectado la presencia de B. bufo en "Dolina" mediante un único húmero, si bien muy carac

ATAPUERCA (BURGOS). BATRACOFUNA.

		<u>ALYTES</u> <u>OBSTETRICANS</u>			<u>BUFO CALAMITA</u>			<u>BUFO BUFO</u>			<u>BUFO SP</u>			<u>RANA TEMPORARIA</u>		
		S	D	T	S	D	T	S	D	T	S	D	T	S	D	T
ATLAS		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—
VERTEBRAS RANGO 2-8		—	—	—	2	—	—	—	—	—	4	—	4	—	—	2
SACROS		—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
UROSTILOS		—	—	—	5	1	1	—	—	—	1	—	—	1	—	2
ESCAPULAS	DER	1	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	1
	IZQ	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—
CORACOIDES	DER	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	IZQ	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
HUMEROS	DER	♂	—	—	3	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4
		♀	—	—	4	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3
	IZQ	♂	—	—	3	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	1
		♀	—	—	8	2	2	—	1	—	—	—	—	—	—	3
RADIO-ULNAS	DER	—	—	1	5	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2
	IZQ	—	—	—	8	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
ILIA	DER	1	—	—	7	3	—	—	—	—	1	—	—	—	—	1
	IZQ	—	—	—	8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2
FRAG. FEMUR		—	—	—	5	—	—	—	—	—	4	—	1	1	—	1
FRAG. TIBIOFIBULA		—	—	—	—	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	17
NUMERO MINIMO INDIVIDUOS	ABS	1	—	1	11	4	2	—	1	—	—————			1	—	7
	%	7.7	—	10.0	84.6	80.0	20.0	—	20.0	—	—————			7.7	—	70.0

S: «SUPERFICIE»
D: «DOLINA»
T: «TRES SIMAS»

terístico. Varias piezas, atribuibles con confianza al género, no permiten por su estado de conservación defectuoso una atribución específica, por lo que se reúnen en la tabla bajo la denominación de Bufo sp. Es de destacar sin embargo, que este último material es redundante, no existiendo indicio alguno que permita sospechar la existencia de una tercera especie, y que no se ha utilizado en el cálculo del número mínimo de individuos.

Tanto B. calamita como los restantes anfibios presentes concuerdan perfectamente en todos sus caracteres con las formas vivientes, por lo que su descripción detallada sería sin duda superflua. Indicaremos sólo algunos aspectos de la variabilidad iliaca de B. calamita.

Los 18 ilia conservados de esta especie (Lámina F 10, fig. 10, 11 y 12) presentan los caracteres típicos ya mencionados en la sección 2.2 de este capítulo. La lámina lateral de la pars cylindriformis se aprecia ya casi desde el sector más proximal, aunque su desarrollo es ciertamente variable. El tuber superius es unilobulado de forma constante.

El grado de robustez que se aprecia en esta serie es ligeramente menor que el de las formas tuolienses. El ilion, como ya hemos expuesto (capítulo IV), es un elemento de muy difícil cuantificación, en especial con respecto al material fósil que suele presentarse fragmentado. En un intento de cuantificación, RAGE (1972) utiliza una medición (IL) tomada desde el ápice del tuber superius al borde ventral de la pars descendens según una recta tangente a la cavidad acetabular. Aunque nos parece que IL vería excesivamente con pequeños cambios en la posición relativa del ápice del tuber superius, hemos aplicado esta medida a la muestra de Atapuerca con los resultados siguientes:

<u>DER.</u>	<u>#</u>	<u>IL</u>	<u>IZQ</u>	<u>#</u>	<u>IL</u>
	2	2.25		1	2.48
	3	2.78		2	2.93
	4	3.38		3	2.85

<u>DER</u>	<u>#</u>	<u>IL</u>	<u>IZQ</u>	<u>#</u>	<u>IL</u>
	5	3.68		4	3.68
	6	2.92		6	2.78
	8	2.55		7	3.00
				8	3.23

Las formas turolenses (ver sección 5-) concuerdan con el extremo superior de variación de estos valores.

El yacimiento de Atapuerca, donde aparece el Bufo calamita más antiguo del Pleistoceno ibérico, es único entre todos los conocidos por presentar esta especie de forma claramente preponderante sobre los restantes bufónidos.

.2- Arganda (Madrid).

Edad: Pleistoceno medio

Material: Colección Museo Arqueológico Nacional (Madrid).
Inventario del yacimiento en el capítulo VI.

Descripción e interpretación.

Un único húmero derecho permite establecer la presencia del viviente Bufo bufo en el yacimiento, si bien de forma muy minoritaria. En el capítulo VI se ha comentado ya la curiosa asociación batracológica de esta localidad.

.3- La Unión I (Murcia).

Edad: Pleistoceno medio

Material: Colección Universidad Estatal de Utrecht.

Radio-ulna izquierda (1).

Vértebra rango V₅₋₇ (1).

Descripción e interpretación.

La vértebra conservada, a falta de la mayor parte de los procesos transversos, concuerda claramente con las propias del

género Bufo, y es similar en tamaño a las del viviente B. bufo. La atribución de la radio-ulna es cuestionable, aunque la existencia de una fossa radii muy desarrollada sugieren igualmente que se trata de este género. En espera de un material más numeroso, la designación taxonómica adecuada es la de Bufo sp.

.4- La Unión II (Murcia).

Edad: Pleistoceno medio

Material: Colección Universidad Estatal de Utrecht.

Húmero izquierdo (1)

V₂ (1)

V₃ (1)

V₄ (1)

V₆₋₇ (1)

Descripción e interpretación.

Todas estas piezas, que no se desecha pertenezcan al mismo individuo, concuerdan perfectamente con las propias del viviente Bufo bufo, especialmente el húmero (de una hembra) y la V₂, que poseen mayor cantidad de rasgos diagnósticos. Esta especie es la única presente hasta el momento en el yacimiento.

.5- La Unión III (Murcia).

Edad: Pleistoceno medio

Material: Colección Universidad Estatal de Utrecht.

Tibial-fibular (1)

Descripción e interpretación.

Un tibial-fibular completo, con epífisis y de tamaño muy grande, concuerda con el viviente Bufo bufo. La pieza, aunque diferencial con respecto a B. calamita o B. viridis en función de su tamaño, no lo es frente a otras especies del género, por lo que se le considera como Bufo cf. bufo.

Las medidas de la pieza son:

Longitud total:	21.45
Anch. proximal máxima:	10.10
Anch. distal máxima:	11.80

.6- Ambrona (Soria).

Edad: Pleistoceno medio

Material: Colección Museo Nacional de Ciencias Naturales.
Tibiofíbula (1).

Descripción e interpretación.

Esta pieza, muy robusta, fué determinada por AGUIRRE y FUENTES (1971) como Pelobatidae. La existencia de un borde interno "afilado" en forma de cresta, permite sin embargo diferenciarla de Pelobates, siendo idéntica en cambio a las de Bufo bufo. La tibiofíbula es sin embargo un elemento taxonómicamente muy poco informativo, por lo que la atribución se realiza con grandes reservas como Bufo cf. bufo.

.7- El Higuerón (Málaga).

Edad: Pleistoceno medio

Material: Colección Inst. "Lucas Mallada" (C.S.I.C.).

V₅₋₇ (1)

Vértebra rango indeterminado (1)

Fémur (frag.) (1).

Descripción e interpretación.

Dentro del género Bufo, este material no es lo suficientemente diagnóstico como para permitir una atribución específica, por lo que se le considera sólo como Bufo sp.

.8- Las Yedras (Granada).

Edad: Pleistoceno medio temprano (LÓPEZ y RUIZ-BUSTOS, en prensa.

Material: Colección RUIZ-BUSTOS (Granada).

Ilia DER (2).

Húmero IZQ (1).

Radio-ulnas DER (1); IZQ (2).

Fémures (3).

Frag. vertebrales (2); Sacro (1).

Atlas (1).

Descripción e interpretación.

Bufo cf. regularis. Lámina F 16, fig. 7.

La presencia de esta forma se basa en un ilion conservado casi completo. Esta pieza presenta un tuber superius unilobulado y muy prominente, de aspecto picudo. Carece de expansión distal de la pars cylindriformis. Punta isquiática corta. Pars descendens muy grande y expandida, aunque a falta de un pequeño sector ventral. Fosa preacetabular poco marcada. Carece de cresta dorsal, fosa supracetabular y tuber interiliáco.

La asociación de un tuber superius unilobulado y picudo, junto a una pars descendens muy extensa, permite excluir con gran confianza la atribución de este resto a cualquier especie europea, tanto viviente como fósil. La similitud máxima por este elemento recae en los miembros del grupo de especies de Bufo regularis, y en menor medida en Bufo mauritanicus. Se diferencia de esta última especie en la carencia de un valle en el tuber superius, y en el ligero mayor desarrollo de la pars descendens, que en B. mauritanicus es además cóncava en su borde anterior.

La similitud con B. regularis es prácticamente total, pues sólo se diferencia de nuestro material de comparación por un

ligero menor arqueamiento de la pars cylindriformis, carácter éste excesivamente variable en otras especies del género (ej. Bufo bufo) como para que se le pueda atribuir significación taxonómica alguna.

Con todo, no conviene olvidar que un ilion, aún siendo uno de los elementos más útiles en taxonomía de bufónidos fósiles, no permite una clasificación totalmente inequívoca en el estado actual de nuestros conocimientos. Esta limitación del material, unido a que nos ha sido imposible el estudio osteológico de la totalidad de las especies africanas del género (que exceden las 60, TANDY y KEITH, 1972), aconsejan la inclusión de la partícula "cf."

Por otra parte, el grupo de especies de B. regularis, tal como lo han definido TANDY y KEITH (1972), integra varias especies del tipo "críptico", que aunque diferenciables mediante el estudio de cantos y cruzamientos artificiales, no lo son macromorfológicamente. Por ello, no es posible la discriminación dentro del "grupo de especies restringido", esto es, entre B. regularis y B. gutturalis. Bufo regularis y otras especies africanas (pero no todas) presentan la peculiaridad de poseer un número de cromosomas de $2n:20$, mientras que los restantes Bufo presentan de forma constante $2n:22$ (BOGART, 1972).

Ya sea este resto granadino un verdadero representante del grupo de especies de B. regularis, o menos probablemente B. mauritanicus, es indudable que se trata de un inmigrante africano. Este dato es del más alto interés biogeográfico, pues hasta el momento de redactar estas líneas no se había encontrado ningún Bufo africano en Europa.

Bufo regularis, viviente actualmente, se conoce probablemente desde el Mioceno medio de Beni-Mellal (MN 7, Marruecos, VERGNAUD-GRAZZINI, 1966), con fósiles relativamente abundantes cuyos ilia curiosamente se diferencian también de los de la especie viviente por el grado de curvatura de la pars cylindriformis. La especie en cuestión habita actualmentegran parte del Africa al Sur del Sahara, así como Egipto, pero no

la costa norteafricana occidental.

Bufo bufo.

Varias piezas, y entre ellas un ilion, permiten determinar la presencia de Bufo bufo. Los caracteres diferenciadores, claramente distintivos frente a la forma descrita anteriormente, recaen en la morfología del tuber superius, pars cylindriformis y pars descendens, habiendo sido ya comentados extensamente en otras secciones de este capítulo.

Bufo sp.

Otros fragmentos incompletos de esta localidad no han podido ser inequívocamente adscritos a una u otra de estas especies, aunque no existen indicios que permitan intuir la presencia de una tercera especie.

B- PLEISTOCENO SUPERIOR.

.9- Cueva Muleta (Mallorca).

Edad: Pleistoceno terminal.

Material: Colección Museo Arqueológico de Deyá (Mallorca).

Sector Z (200-300 cm). Ilia (2).

Sector E. Ilion (1).

Sector AB. Radio-ulnas (2).

Descripción e interpretación.

En la muestra total de Cueva Muleta han aparecido 3 ilia (Lámina F 1, fig. 9; lámina F 2, fig. 21) cuya atribución a la familia Bufonidae y al género Bufo parece clara. Esta misma pieza permite diferenciar la especie, pues la forma mallorquina concuerda en todos los caracteres con el viviente Bufo viridis, con tuber superius prominente y bilobulado, sin lámina lateral en la pars cylindriformis y fosa preacetabular muy de

sarrollada.

Atribuibles también a esta especie, se conservan 2 radioulnas, diferenciables netamente de las de Baleaphryne (capítulo IV), único otro anfibio presente en el yacimiento, en el gran desarrollo de la fossa radii.

Bufo viridis presenta actualmente una curiosa distribución geográfica (COLOM, 1951). Ausente en la Península Ibérica, vive en cambio en África del Norte y en gran parte de Europa y Asia en adición a las Islas Baleares.

.10-Pedraza (Soria).

Edad: Pleistoceno superior no precisado.

Material: Colección Inst. "Lucas Mallada" (C.S.I.C.).

Húmero izquierdo (1).

Descripción e interpretación.

Este fragmento distal de húmero concuerda con los propios de Bufo, pero no es posible por su estado deficiente de conservación determinar su rango específico. La anchura distal máxima es de 3,73.

.11- Cueva de las Hienas (Asturias).

Edad: Pleistoceno superior. Su edad precisa no ha sido aún determinada, pero parece ya claro que antecede el Wurm III (M. HOYOS, com. pers.).

Material: Colección Inst. "Lucas Mallada" (C.S.I.C.).

Por metodología de la excavación se distinguen 4 niveles, absolutamente sincrónicos en su sentido geológico. La fauna es idéntica en los cuatro, y el material estudiado del género Bufo se ofrece en la tabla de la página siguiente. Por ser éste muy abundante, sobrepasando los 288 individuos, se ha prescindido del

CUEVA DE LAS HIENAS (ASTURIAS).

RESTOS ESTUDIADOS DE BUFO BUFO.

		SECTOR A		SECTOR B	
		SUP	INF	SUP	INF
Otocipitales.	DER			7	
	IZQ			11	
Esfenetmoides.		19	12	23	
ATLAS.		28	20	38	66
SACROS.		46	35	30	66
UROSTILOS.		66	35	41	103
Escápulas.	DER	38	51	49	76
	IZQ	29	44	45	75
Húmeros.	DER	60	58	46	90
	IZQ	61	66	49	81
Ilia.	DER	63	52	51	
	IZQ	52	47	51	94
ISQUIONES.		16	21	27	36
Fémures	DER				30
	IZQ				34
Tibio-fibulas.					135
Número mínimo ind.		66	66	51	103

estudio de numerosos fragmentos en mal estado de conservación, en su mayoría atribuibles a B. bufo. De varios otros elementos se han estudiado en detalle sólo subpoblaciones. Además del material de la tabla, se han examinado 102 radio-ulnas y 106 coracoides de B. bufo del nivel B inf.

Bufo calamita aparece sólo esporádicamente, habiéndose encontrado el material siguiente:

	' A sup. '	A inf. '	B sup. '	B inf. '
Sacros	---	1	---	---
Urostilos	---	2	2	---
Escápulas DER	---	---	---	---
IZQ	---	2	---	---
Húmeros DER	---	---	---	---
IZQ	---	1	2	---
Ilia DER	---	2	1	---
IZQ	---	---	---	---
Mínimo individuos	---	2	2	---

Descripción e interpretación.

La especie que predomina claramente en este yacimiento es Bufo bufo, aunque existe una exigua representación de Bufo calamita, Rana temporaria (capítulo VIII) y Alytes obstetricans (capítulo IV).

Bufo bufo de la Cueva de las Hienas concuerda en todos sus caracteres con las formas vivientes de la especie, por lo que nos limitaremos aquí a exponer algunos puntos de su variabilidad, con el fin de complementar nuestro material actual de comparación.

Frontoparietales y otoccipitales. Lámina F 10, fig. 16.

En el material utilizado, 18 elementos del sector B sup., se presentan frontoparietal y otoccipital unidos en la mayo-

ría. Las figuras internas del frontoparietal (ŠPINAR, 1976 a), se presentan divididas, con una posterior en forma de elíptica cerrada (una a cada lado), y una anterior impar y alargada. El eje mayor de la elipse posterior es perpendicular al eje mayor del cuerpo. Estas figuras se diferencian de las de Rana en que en este último género las figuras posteriores son circulares.

Atlas. Lámina F 10, fig. 4 y 5.

El grado de desarrollo de la foseta circumzigapofisaria, aunque variable, no alcanza al tipo presente en las otras especies europeas del género.

Las anomalías encontradas afectan a los cotilos (1 exóstosis lateral en A sup.; n: 28), o a fusión completa V_1-V_2 (1 caso en B sup., n: 38).

Una muestra medida del nivel B inf. ha proporcionado los resultados siguientes: (muestra tomada al azar)

#	Anch. cotilar	Anch. intercoti.	Anch. máx. centrum	Long máx. centrum	Altura cotilar
7	3.03	0.77	6.81	3.68	2.55
9	2.37	0.91	5.61	2.71	1.99
13	2.80	1.06	6.53	3.47	2.64
17	2.77	1.31	6.48	3.29	2.45
19	2.42	1.49	6.36	3.32	2.21
23	2.00	0.78	5.75	2.84	2.19
27	2.27	0.31	----	----	1.98
29	2.60	0.53	5.78	3.29	2.48
37	1.87	0.79	4.43	2.36	1.61
39	2.86	0.92	6.40	3.73	2.74
43	2.61	1.30	6.33	3.04	2.36
47	2.60	1.13	6.35	3.56	2.50
49	2.40	0.99	5.46	2.80	2.14
53	2.86	1.14	6.43	3.37	2.83
3	2.38	0.60	5.67	3.16	2.39

Urostilo.

Los cotilos pueden presentarse con tangencia entre sí, o bien produciéndose una pequeña fusión entre ambos en la zona

central. Esta última condición no alcanza en ningún caso el grado de desarrollo encontrado en B. calamita. Las frecuencias de ambas morfologías, en el nivel B inf. , sobre un total observable de 73, son del 46.6 % y 53.4 % respectivamente.

Entre las anomalías se ha encontrado una fractura consolidada en el tercio proximal (B sup., n: 41; lámina F 10, fig. 9), así como varios casos de aparición de procesos transversos bien desarrollados, con sacralización parcial unilateral en algunos (5 casos en A inf., 1 en A sup., 1 en B sup. y 1 en B inf., Lámina F 10, fig. 8). Esta última anomalía es pues relativamente frecuente, produciendo una morfología que en cierto sentido recuerda a la de Discoglossus pictus con malformación análoga. Es en este dato en el que basamos nuestra impresión de que el urostilo atribuido a D. pictus del yacimiento de Beni-Mellal (VERGNAUD-GRAZZINI, 1966; ver capítulo IV), con la misma anomalía, puede perfectamente ser atribuido al género Bufo.

Escápulas. Lámina F 10, fig. 1 y 2.

La foseta ventral en la unión pars glenoidalis-margo suprascapularis es siempre rudimentaria, con un desarrollo mucho menor que el de B. calamita.

Medidas (B inf.).

' Elemento #	' Anch. total máxima	' Long. margo suprascapularis
1	9.60	5.80
2	9.80	5.15
3	10.05	5.20
4	8.95	4.55
5	8.45	4.55
6	10.80	6.30
7	9.05	5.55
8	9.20	5.40
9	8.50	4.95
10	8.45	5.30
11	9.15	5.60
12	9.05	5.10
14	9.35	4.65
15	9.10	5.00
16	9.40	5.55
17	8.90	5.20
18	9.05	4.70

Húmeros.

En esta tafocenosis, con abundantes concreciones calizas alrededor de los huesos, las crestas distales se han fragmentado en la mayoría de los elementos, por lo que no resulta posible el determinar con exactitud la proporción de sexos. No-temos sin embargo, que la gran mayoría de los elementos en los que puede observarse el dimorfismo han resultado hembras.

Radio-ulnas.

Una radio-ulna patológica, con una gran exóstosis en el sector proximal, ha sido encontrada en el sector A inf (lámina F 10, fig. 14).

El examen de 102 radio-ulnas del nivel B inf. ha mostrado constancia en el desarrollo relativamente pronunciado de la crista radii.

Ilia. Lámina F 10, fig. 6, 7 y 13.

La combinación de caracteres ilíacos propios de B. bufo, tantas veces mencionados en este capítulo, se ha mostrado constante en todas las muestras. El tuber superius puede presentar valles o estriaciones, presumiblemente separando las zonas de inserción de los M gluteus (anterior) y M. ilio fibularis-ilio femoralis (posterior) (VERGNAUD-GRAZZINI, 1970), pero siempre es unilobulado y nunca prominente. El tercio distal de la pars cylindriformis presenta en ocasiones un surco lateral poco marcado, aunque nunca se produce un desarrollo de lámina lateral como en B. calamita.

En el nivel B inf. han aparecido dos ilia, del mismo individuo, con una marcadísima sincondrosis en el sector ventral de la sínfisis (lámina F 10, fig. 13)

Fémures.

El examen de una treintena de elementos de cada lado del

nivel B. inf. ha mostrado constancia en la peculiar morfología de la crista femoris de esta especie, que se escinde en dos ramas desarrollando una pequeña "meseta" entre ellas. Esta morfología es diferencial con respecto a la propia de las restantes especies europeas del género.

Tibiofíbulas. Lámina F 10, fig. 3.

El examen de 135 tibiofíbulas (B inf.) ha mostrado que de forma constante aparece una pequeña cresta en el borde interno del sector central. Este carácter está en ocasiones muy bien marcado, siendo posible que esté sujeto a un dimorfismo sexual, extremo éste que no ha podido ser confirmado de forma inequívoca. A este respecto cabe mencionar que BRATTSTROM (1955) describe una nueva especie fósil del género con base únicamente en una tibiofíbula con hipertrofia de este carácter (Bufo campi).

Tanto Bufo bufo como B. calamita, con morfologías idénticas a las de las formas vivientes, han sido encontrados en varios yacimientos del Pleistoceno superior cantábrico. Este material se tratará en el capítulo XII.

7- TAXONOMIA, FILOGENIA Y BIOGEOGRAFIA.

.1- TAXONOMIA.

Los resultados de los nuevos yacimientos examinados en este capítulo, en concordancia con todos los estudios de autores recientes, muestran que Bufo es el único género de la familia que ha aparecido como fósil en Europa.

Existen sin embargo citas antiguas de otros géneros, exclusivamente fósiles, que es preciso comentar siquiera brevemente. Por desgracia, y a excepción de Diplopelturus, no nos ha sido posible el estudio directo de las series tipo de estos taxones.

Especial consideración a este respecto merece la subfamilia Platosphinae de FEJÉRVÁRY (1917). Este autor consideró este grupo como formado por los taxones siguientes: Platosphus De L'Isle, Pliobatrachus Fejérváry, y con interrogación Bufavus Portis y Diplopelturus Deperet. Ya hemos visto en otros capítulos que Pliobatrachus es en realidad un paleobatrácido (capítulo V) y Diplopelturus un discoglósido (capítulo IV). Platosphus, basado en un ejemplar articulado del Pleistoceno inferior francés, es simplemente en opinión de RAGE (1974) un Bufo con malformación de la región sacro-urostilar. Esta interpretación, una vez estudiada la información gráfica que se posee de Platosphus, nos parece totalmente correcta. Ya hemos ofrecido por otra parte numerosos ejemplos en toda esta tesis de anomalías osteológicas, y en especial de las que afectan al sacro y urostilo, y sin cuyo conocimiento es comprensible que la aparición de individuos anómalos induzca a errores taxonómicos.

Con respecto a Bufavus, el mismo FEJÉRVÁRY (1921) lo separa de los Platosphinae, situándolo en una familia propia (Bufavidae), aunque mantenida en su "gens Bufonimorpha". La significación de esta forma es de muy difícil dilucidación en ausencia de revisión directa, pero en adición a la aparente

malformación sacro-urostilar (que al igual que Platosphus comporta una sacralización parcial de los procesos transversos urostilares), la existencia de dentición maxilar (FEJÉRVÁRY, 1921; KUHN, 1941, 1962) permite excluir totalmente su pertenencia a la familia Bufonidae.

Esta subfamilia Platosphinae no existe pues realmente, pues además de que sus características diferenciadoras, basadas especialmente en la posesión de un sacro compuesto por más de una vértebra, son salvo Pliobatrachus erróneas o debidas a malformación patológica, la totalidad de sus miembros puede ser adscrito a otras familias o al mismo Bufo. Otros géneros nominales ya han sido mencionados en la sección 3- de este capítulo.

Los bufónidos fósiles de Europa de los que se posee información suficiente, con la notable excepción de una forma del yacimiento de Las Yedras, no sólo pertenecen al género Bufo, sino que además pueden ser encuadrados con suficiente confianza en los grupos de especies actuales del área (sensu INGER, 1972). En muchos casos, como ya hemos visto, las formas fósiles son idénticas a las especies actuales, o bien se diferencian tan solo por rasgos cuya significación taxonómica es muy dudosa en el estado actual de nuestros conocimientos. Así, formas muy similares a B. viridis se conocen ya desde el Astarciense de España y Francia, B. calamita y B. bufo desde el Turoliense español, quizás antes este último si la sugerencia de TIHEN (1972) sobre Paleophrynus es correcta. Es posible que alguna de estas formas, y singularmente los Bufo descritos de la MN 7 (Escobosa de Calatañazor), requieran en el futuro su tratamiento como especie independiente, pero ya hemos indicado que nos parece prematuro tomar actualmente esa postura, en tanto la variabilidad osteológica no sea mejor conocida.

Otras formas, por el contrario, no son directamente asimilables a las especies actuales. La forma de Manchones (MN 6), en concreto, presenta rasgos que la acercan a B. viridis o a B. calamita, pero cuya asociación lo diferencia de ambos. Como

ya hemos justificado, y hasta que aparezca un material más numeroso, no es aconsejable la designación formal de una nueva especie. Con todo, este fósil está morfológicamente cerca del segundo, pudiendo ser integrado sin dificultad en su mismo grupo de especies.

Los bufónidos no parecen por tanto presentar radiación alguna en Europa, y al corresponder estrechamente a las formas actuales en morfología, su contribución al desarrollo taxonómico de la familia es muy escasa.

.2- FILOGENIA.

Del apartado anterior se desprende que, en lo referente a Europa, las formas fósiles desde el Mioceno superior corresponden a las especies actuales. Por ello, un estudio filogenético desde esa época requeriría descender al plano subespecífico, donde dada la ausencia de estudios de variación osteológica, cualquier tratamiento en el estado actual de nuestros conocimientos sería sin duda ilusorio.

La correspondencia de las formas fósiles del Mioceno inferior y medio con las actuales es muy posible que exceda el ámbito específico, aunque sin sobrepasar el de "grupo de especies". La carencia de material fósil más significativo, como los restos craneales por ejemplo, aconseja también postponer el desarrollo de un modelo filogenético para el futuro.

.3- BIOGEOGRAFIA.

Con respecto a los aspectos básicos de la biogeografía de los bufónidos en conjunto, nos parece más acertado el modelo desarrollado por SAVAGE (1973) que el propuesto por BLAIR (1972). En este último, los bufónidos africanos se consideran como inmigrantes muy tardíos, oligo-miocénicos, y el origen familiar es exclusivamente sudamericano. En el primer modelo el origen de la familia se supone en Gondwana W, en época en la que Africa y Sudamérica se mantenían conectadas en parte, y por lo tanto

muchos grupos de especies africanos deben considerarse autóctonos y de gran antigüedad. TANDY y KEITH (1972) presentan como alternativos el origen exclusivamente sudamericano y el de Gondwana W.

Cualquier género actual de bufónidos puede considerarse con relativa confianza como derivado de Bufo (TIHEN, 1960^b; SAVAGE, 1973), y la antigüedad probada de éste es claramente anterior al Terciario, pues ya en el Paleoceno de Brasil aparecen diversificados varios de sus grupos de especies (R. ESTES, com. personal; ESTES y REIG, 1973). Unido esto a la existencia de fósiles del género en el Mioceno norteamericano (ver sección 3-), que sugieren fuertemente que su entrada debió darse en el Paleoceno por la conexión de Panamá^{**}; y a la presencia de una clara radiación africana (TANDY y KEITH, 1972), pero no asiática, diferenciable incluso en el número de cromosomas (BOGART, 1972), nos parece más ajustado a la realidad de los datos que se poseen el modelo biogeográfico de SAVAGE (1973). Los trazos fundamentales de esta historia (SAVAGE, 1973) son:

1- Origen familiar, y del mismo Bufo, no posterior al Cretácico inferior en Gondwana W., produciéndose al fragmentarse Sudamérica y Africa dos radiaciones separadas.

2- Bufo entra en Norteamérica a través del puente Paleoceno de Panamá, de corta duración. Sigue un centro secundario de radiación (condiciones tropicales) en Norteamérica.

3- Colonización de las zonas extratropicales norteamericanas en el Eoceno.

4- Inmigración de los grupos norteamericanos tropical y extratropical a Eurasia via Behring, en etapas no determinadas. Sugiere SAVAGE (1973) que el grupo de B. viridis entra

^{**} Recordemos que ambas Américas sólo se conectan otra vez en el Plioceno.

en Eurasia en el Oligoceno.

La historia biogeográfica de estos animales en Europa no ha sido desarrollada con profundidad hasta el presente. Por ello, nos ha parecido del máximo interés contribuir a la creación de un modelo. Por el examen de nuevos yacimientos que se ha realizado en este capítulo podemos deducir los datos biogeográficos siguientes:

1- No existe ningún bufónido en Europa con anterioridad al Oligoceno superior. El dato es negativo, justo es reconocerlo, pero dada la cantidad de yacimientos examinados, y en especial aquellos de Quercy con óptimas condiciones tafocenóticas para la conservación de Bufo, puede aceptarse con relativa confianza. RAVEN y AXELROD (1974) citan la presencia de bufónidos en el Eoceno europeo como una comunicación personal de R. ESTES, pero esta cita es únicamente una interpretación equivocada de estos autores (R. ESTES, 1976, com. personal).

2- Los Bufo más antiguos conocidos de Europa provienen ya de la MN 4 de España y Francia**. No se han examinado yacimientos del Oligoceno superior. Ello indica, en unión con el punto primero (ausencia en el Oligoceno medio), que la llegada de estos animales debió ocurrir en el Oligoceno superior o en el Mioceno basal, por lo que concuerda claramente en temporalidad con el cierre definitivo del Mar de los Urales, que permitió un intercambio generalizado de faunas Europa-Asia, y que es un evento datado en el Oligoceno terminal (POMEROL, 1973).

3- Desde su inicio sólo se conocen en el terciario europeo representantes de los grupos de especies actuales, y desde el Mioceno superior al menos los fósiles son directamente asimilables a las mismas especies vivientes. A ese respecto,

** Observación personal en lo referente a Francia.

y para el Turolense*, existe evidencia de regionalización faunística en Europa, pues mientras que en la península Ibérica se conocen representantes cercanos o idénticos a Bufo bufo y B. calamita, en Grecia aparece B. viridis, situación que paraleliza en cierta forma la actual.

4- Formas muy similares a B. bufo se conocen en Marruecos en la MN 7 (VERGNAUD-GRAZZINI, 1966), junto a otras claramente africanas, por lo que la invasión del Norte de África por esta especie parece que debió darse en la época de tránsito del Mioceno inferior ("Burdigaliense"), y no después. Bufo viridis, con fósiles pliocénicos en Anatolia (RAGE y SEN, 1976), debió invadir la costa mediterránea africana con anterioridad al Cuaternario.

5- La presencia de una forma africana en el Pleistoceno medio temprano de Sierra Nevada indica una posibilidad de tránsito en el Pleistoceno inferior, esta vez vía Gibraltar**. Es también posible que este único resto haya sido transportado ya como cadáver por otros animales, explicación que se da también para ciertos roedores fósiles del Sur de España (N. LÓPEZ, com. personal), y aunque nos parece poco probable, ciertamente hay que esperar a que aparezcan más restos para confirmar o desachar esta hipótesis de forma definitiva. Confiamos en que el estudio de los reptiles de la misma localidad, que hemos comenzado muy recientemente, permita esclarecer esta problemática.

6- Al igual que en la actualidad, Bufo viridis es el único bufónido conocido en el Pleistoceno de Baleares, mientras que en la Península Ibérica conviven en la misma época (y al menos desde el Mioceno superior) Bufo bufo y B. calamita.

7- Dentro de la Península Ibérica, al igual que en la actualidad, no existe regionalización marcada con respecto a los

**La época de tránsito en el "Burdigaliense" se acepta fué vía Anatolia, dada la existencia del estrecho Nor-bético entre la Península Ibérica y África.

* y Plioceno.

bufónidos, habitando tanto B. bufo como B. calamita la casi totalidad del área.

CAPITULO X.

FAMILIA HYLIDAE.

1- INTRODUCCIÓN.

La familia Hylidae constituye, a juzgar por su diversidad taxonómica y amplia distribución geográfica, el grupo de anuros con adaptación arborícola de mayor éxito evolutivo.

Este grupo se conoce mal en su dimensión paleontológica, pues sólo contados restos han podido ser atribuidos a la familia en todo el mundo. Hasta el momento, a pesar de citas anteriores y como vamos a demostrar, este grupo carece de fósiles válidos europeos hasta la MN 13. Por ello, los pocos restos que aquí se describen adquieren una gran importancia para el esclarecimiento de la historia biogeográfica de estos animales.

2 - LOS HÍLIDOS VIVIENTES.

La familia Hylidae comprende actualmente una treintena de géneros con centenares de especies, aproximadamente 350 de las cuales se integran en el género Hyla (TERENT'EV, 1965). La mayoría de estas formas están adaptadas a una vida arborícola, aunque existen especies secundariamente terrestres.

La última diagnosis osteológica que poseemos de este grupo es, según LYNCH (1973), la siguiente:

- 1- Ocho vértebras presacras.
- 2- Atlas no fusionado a V_2 .
- 3- Sacro no fusionado al urostilo.
- 4- Centra vertebrales procélicos.
- 5- Atlas con relación intercotilar del tipo I.
- 6- Diapófisis sacras normalmente ensanchadas (cilíndricas en algunos como Acris).
- 7- Urostilo sin procesos transversos (salvo como anomalía).

- 8- Carencia de costillas libres en adultos o subadultos, procesos transversos de las vértebras del tronco anterior no alargados.
- 9- Procesos transversos de las vértebras presacras posteriores relativamente largos.
- 10- Arcos neurales no imbricados (salvo phyllomedusinos).
- 11- Cintura escapular arcífera.
- 12- Escápula no solapada anteriormente por la clavícula.
- 13- Fórmula falangeal 3-3-4-4 y 3-3-4-5-4.
- 14- Ausencia de fusión total del tibial y fibular.
- 15- Dos tarsales.
- 16- Maxilar dentado (menos Allophryne).
- 17- Cuadrado-yugales frecuentemente perdidos.
- 18- Articulación sacro-urostilar bicondilar.
- 19- Paraesfenoides con alas laterales.
- 20- Cartílago supernumerario en la articulación de las falanges distales.

La mayoría de los hílidos son formas tropicales, y su presentación en detalle excedería los límites de este trabajo. Un estudio muy detallado de gran parte de ellos puede encontrarse en DUELLMAN (1970).

En la región holártica sólo existen hoy día cuatro géneros: Hyla, Pseudacris, Acris y Limnaeodius (**), cuyas relaciones mútuas han sido evaluadas con un criterio moderno por GAUDIN (1974). En Europa y el norte de Africa sólo está presente el género Hyla.

Actualmente se aceptan dos especies válidas en Europa, ambas presentes en la Península Ibérica: Hyla arborea (L. 1758) e Hyla meridionalis (Boettger, 1874). Esta última ha sido introducida en el archipiélago canario (SALVADOR, 1974). Ambas formas son muy similares entre sí, y han sido consideradas

**La validez de Pseudacris como género independiente parece discutible, pudiendo incluirse en Hyla según GAUDIN (op.cit.).

largo tiempo como meras subespecies.

Variabilidad osteológica de los hílidos europeos.

Una descripción osteológica detallada de las especies europeas, junto a las restantes de la región holártica, puede encontrarse en GAUDIN (1969*,1974). Las características utilizadas por ese autor (GAUDIN, 1974) en el análisis fenético no permiten diferenciar una de la otra. Esos resultados, unido a nuestro examen de material actual, muestran que ambas especies son muy similares, y personalmente dudamos que puedan llegar a diferenciarse con confianza por ningún carácter osteológico o combinación de ellos.

En un intento de encontrar caracteres osteológicos diferenciadores entre ambas especies, susceptibles asimismo de comparación con el registro fósil, se ha recurrido una vez más al análisis de egagrópilas de Tyto alba. En este caso, y ya conocida su gran similitud morfológica, las poblaciones de egagrópilas han sido seleccionadas de áreas donde sólo se cita una de las dos especies. El material, proporcionado por el Dr. J.M. REY (Inst. "José de Acosta", Madrid), procede de las localidades siguientes: Valle de Campos (Asturias; Hyla arborea), La Laguna (Tenerife; Hyla meridionalis).

El elemento que, conservado como fósil, presenta generalmente en anuros un mayor valor diagnóstico es el ilion. El examen de 28 ilia (14 de cada lado) de Hyla meridionalis y 6 (3 de cada lado) de H. arborea, indica una gran homogeneidad. Estos huesos se caracterizan por los rasgos siguientes: carencia de cresta dorsal y de foseta supracetabular; pars ascendens corta; pars descendens muy ensanchada y alargada en sentido anterior, comenzando con relación a otros anuros muy lejos de la cavidad acetabular. El borde anterior de la pars descendens es recto, y forma un ángulo de 135° con respecto a la pars cylindriformis. Tuber superius unilobulado, prominente y situado encima del borde anterior del acetábulo. Carecen de to

* Tesis doctoral inédita, resumida en GAUDIN, 1974

do indicio de tuber interiliaco. Estos caracteres pueden observarse en la lámina 10.1, figuras 1 y 4. Este elemento es muy característico con respecto a los que presentan los restantes anuros europeos.

Las únicas diferencias encontradas entre ambas especies recaen en pequeños detalles de la morfología del tuber superior. En Hyla meridionalis el ápice del tuber está algo más diferenciado, formando un pequeño "grano" redondeado, y se orienta algo más acusadamente en sentido latero-anterior que en H. arborea. Existe sin embargo una gran variabilidad, que aún en una muestra pequeña como la nuestra solapa ambos conjuntos. Al respecto debemos resaltar que en la lámina 10.1 hemos representado los individuos extremos de ambas tendencias.

Otros elementos, como escápulas, húmeros y urostilos, tampoco han proporcionado diferencias diagnósticas. Con respecto a este último elemento, han aparecido varios casos anómalos con presencia de procesos transversos. Otra anomalía, que tampoco ha sido citada en la literatura anteriormente, es la aparición de un individuo (no procedente de egagrópilas) con fractura media consolidada de la tibiofibula, incluyendo, un callo óseo de consolidación bien desarrollado.

Los resultados son pues descorazonadores, pues indican que va a ser extraordinariamente difícil el trazar, mediante restos fósiles, la historia biogeográfica en Europa de estas dos especies por separado. Su igualdad osteológica era sin embargo de esperar, pues a excepción del colorido, del canto y algunos caracteres bioquímicos, no es posible diferenciarlas (SALVADOR, 1974). Se conocen por otra parte, en especial en las zonas tropicales, muchos ejemplos de "grupos de especies" morfológicamente casi idénticas que basan su aislamiento reproductor (en condiciones simpátricas) en aspectos no representables anatómicamente, como puede ser por ejemplo el tono del canto nupcial (SCHIÖTZ, 1973). En estos casos, la "especie paleontológica", basada totalmente en morfología, puede no corresponder a la especie "real" ("genética").

3- FORMAS FÓSILES DESCRITAS.

A efectos expositivos es preferible descomponer esta sección con arreglo a las diferentes áreas geográficas:

.1- Sudamérica.

Hílidos del Paleoceno de Brasil están actualmente en estudio por el Dr. R. ESTES (San Diego, EE.UU.; ESTES y REIG, 1973).

.2- Norteamérica.

Restos dudosos del Cretácico terminal de Wyoming (ESTES, 1964) pueden asignarse con mucha mayor certeza a otras familias (ver revisión en ESTES y REIG, 1973), por lo que los fósiles de mayor antigüedad en el área proceden del Oligoceno inferior del Canadá (HOLMAN, 1968).

Desde yacimientos del Mioceno inferior, y a lo largo del Neógeno, la familia aparece ya representada por diversas líneas (Acris, y varios grupos de especies de Hyla) morfológicamente muy similares y aún idénticas a las presentes actualmente en el área (ver entre otros HOLMAN, 1967, 1973, 1974; CHANTELL, 1965). Excepción parece constituir el género fósil Proacris (HOLMAN, 1961), probablemente sin equivalente actual (HOLMAN, 1967).

.3- Europa.

a- Supuestos restos eocénicos.

KUHN (1941) describe, considerándolo un pelobátido, un nuevo género y especie: Amphignathodontoides eocenicus. En 1960 incluye esta forma en los Hylidae, aunque considerando que podría ser también un pelobátido, opinión que sigue en

1962. En 1971 indica únicamente que quizás se trate de un hílido. El trabajo de KUHN (1941), que mantiene casi sin variación en los catálogos posteriores de que es autor (1960, 1962, 1971), ofrece muy pocas garantías de exactitud, habiendo llegado incluso a recibir críticas muy duras (ej. HECHT, 1963**). Las revisiones de los diferentes grupos representados en Geiseltal por HECHT (1963), ŠPINAR (1972), ESTES (1970 a) y VERGNAUD-GRAZZINI (VERGNAUD-GRAZZINI y WENZ, 1975), presentan el común denominador de mostrar un profundo desacuerdo con el trabajo de KUHN (1941).

No nos ha sido posible estudiar directamente el material de Geiseltal. Con respecto a Amphignathodontoides, que es el único taxón del yacimiento atribuido a los hílidos, el holotipo fué revisado por ESTES (1970 a), quien prueba su pertenencia a Eopelobates hinschei, junto a otros muchos taxones nominales del yacimiento. No existe pues ningún hílido conocido en Geiseltal, ni ninguna otra cita en el Eoceno europeo.

b- Supuestos restos oligocénicos.

PIVETEAU (1927) *consideró una mandíbula de Quercy como perteneciente al género Amphignathodon, hílido viviente hoy día en Ecuador y caracterizado por ser el único anuro conocido con dentición en la mandíbula. El material fué revisado por HOFFSTETTER (1945), quien demuestra que se trata en realidad de un reptil. Este dato, que planteaba un difícil problema biogeográfico, se ha probado pues como inexacto.

c- El problema de Hyla europaea.

NOBLE (1928 .) publica una nueva especie de Hyla, H. euro-

** "A detailed examination of this collection by myself reveals this work to be one of the most erratic and unreliable modern studies known"

* Referencia en HOFFSTETTER (1945).

paea, con un ejemplar articulado del yacimiento de Rott (Alemania**) perteneciente a la colección del British Museum, y que había sido atribuido a Rana meriani Meyer por LYDDEKER (1890). PARKER (1929) revisa el material, y concluye desechando totalmente la interpretación como Hílido, considerándolo en cambio como un nuevo género (Lithobatrachus) de la familia Palaeobatrachidae.

Este fósil, que hemos podido estudiar directamente, muestra entre otros caracteres un acortamiento notable de la columna y un sacro compuesto de más de una vértebra, por lo que compartimos las conclusiones de PARKER (1929). La discusión de su status taxonómico dentro de los Palaeobatrachidae excedería los límites de este trabajo, pero si nos parece evidente que no puede considerársele dentro de los Hylidae, ni menos aún como una especie de Hyla.

d- Restos pliocénicos y pleistocénicos.

VERGNAUD-GRAZZINI (1970) cita la presencia de húmeros, un fragmento de escápula y dos ilia en el yacimiento "villafranchiense" de Arondelli (Italia). Según esta autora, los restos concuerdan perfectamente con la H. arborea actual, pero hay que hacer notar que sólo acepta la existencia de una especie en Europa. Estos restos de la MN 16 (MEIN, 1975) son pues los más antiguos descritos para el subcontinente.

RAGE (1972) describe restos indiscutibles de Hyla en el Pleistoceno medio antiguo de Abimes de la Fage (Francia), indicando que no es posible precisar la especie.

** Este yacimiento se ha considerado tradicionalmente como del Mioceno inferior, pero parece en opinión de WESTPHAL (1958) como perteneciente al Oligoceno superior. TOBIEN (1974) establece su pertenencia a la MN 0.

5- ANÁLISIS DE YACIMIENTOS NO HISPANOS.

.1- Ano Metochi 2 (Grecia).

Edad: Turolense terminal. MN 12 o más probablemente 13 (MEIN, 1975).

Material: Colección Universidad Estatal de Utrecht.
Ilium izquierdo (1).

Descripción e interpretación.

Este material está representado en la lámina F ; fig y en la lámina 10.1, fig. 5. Se trata de un ilium casi completo, a falta sólo del sector más ventral de la pars descendens. Pars ascendens corta; tuber superius unilobulado y dirigido algo latero-externamente. Pars descendens con un comienzo muy anterior, borde ventral recto y formando un ángulo de 135° con respecto a la pars cylindriformis. Carece de cresta dorsal y tuber interiliaco.

La particular morfología de este ilium indica claramente su pertenencia al género Hyla. La pieza es sin embargo indistinguible de las propias de los vivientes H. arborea e H. meridionalis, aunque la forma algo "ganchuda" del tuber superius sugiere más bien la segunda posibilidad. Como ya hemos indicado, la variabilidad al respecto solapa en parte ambas especies, por lo que la denominación taxonómica adecuada para esta pieza es Hyla sp., Cf. H. meridionalis e H. arborea.

.2- Ano Metochi 3 (Grecia).

Edad: Turolense terminal, MN 12 o más probablemente 13 (MEIN, 1975).

Material: Colección Universidad Estatal de Utrecht.
Sacro (1)
Húmero DER (1).

Descripción e interpretación.

El sacro está a falta de las diapófisis (Lámina F 15, fig. 7). Tamaño muy pequeño, similar al de H. arborea; cóndilos posteriores prominentes y bien diferenciados entre sí. Procélico, con el cotilo anterior muy ancho, lo que da un aspecto cuadrangular al conjunto.

La pieza concuerda totalmente con las propias de Hyla arborea e H. meridionalis, diferenciándose de las de Bufo por el tamaño y morfología de los cóndilos posteriores. Con sólo este elemento fragmentado no es posible precisar la especie. El húmero (Lámina F 15, fig. 17) es similar al de Spilia 3, y tampoco permite una atribución específica, por lo que este material debe ser considerado como Hyla sp.

.3- Spilia 3 (Grecia).

Edad: Rusciniense medio, MN 14 o 15 (MEIN, 1975).

Material: Colección Universidad Estatal de Utrecht.

Ilium DER (1).

Húmero IZQ (1).

Descripción e interpretación.

Estas piezas se representan en la lámina F 14, fig. 26 y 13, y en la lámina 10.1, fig. 2 y 3.

El ilion se presenta fracturado, faltándole un sector ventral de la pars descendens y la mayoría de la pars cylindriformis. Pars ascendens corta; tuber superius unilobulado, situado encima del borde anterior del acetábulo, y dirigido en forma de pequeño gancho algo latero-anteriormente. Pars descendens muy ensanchada, con su comienzo a partir de la pars cylindriformis muy anterior, y formando con ella un ángulo de 135° . Este conjunto de características indica claramente su pertenencia al género Hyla, mostrándose además indistinguible de la forma fósil de Ano Metochi 2 y de las vivientes H. arborea e H. meridionalis. Al igual que la forma turoliese griega, la forma "ganchuda" del tuber superius sugiere una similitud ma-

yor con H. meridionalis, aunque ya hemos comentado que debido a su variación este criterio de separación específica no ofrece excesiva confianza.

Perteneciente probablemente a esta forma, se conserva también un fragmento distal de húmero izquierdo. En él se aprecia una morfología característica de Hyla: Eminentia capitata relativamente grande y situada asimétricamente con relación al eje mayor diafisario; epicóndilos radial y ulnar bien desarrollados, en especial el radial que suele ser muy reducido en la mayoría de los anuros**; fossa cubitus ventralis muy reducida y totalmente sin delimitar en el lado lateral; sector diafisario distal esbelto; crestas distales muy poco marcadas.

Al igual que con los ilia, la comparación de los húmeros de Hyla arborea con H. meridionalis no ha proporcionado carácter diagnóstico alguno. El elemento de Spilia 3 se muestra indistinguible de los de ambas especies vivientes.

.4- Kaiafa (Grecia).

Edad: Pleistoceno medio.

Material: Colección Universidad Estatal de Utrecht.
Ilion izquierdo (1).

Descripción e interpretación.

Fragmento proximal al que le faltan la pars ascendens y partes de la sínfisis y pars descendens. Tuber superius prominente, pequeño, unilobulado y algo lateralmente dirigido; situado encima del borde anterior del acetábulo. Carece de cresta dorsal. La pars descendens arranca de la pars cilindríformis muy anteriormente y está muy ensanchada; su borde anterior es recto y forma un ángulo de 135° con la pars cilindríformis.

** En esta forma es sólo algo menor que el ulnar.

Los mismos razonamientos efectuados en la interpretación del material terciario pueden aplicarse en este caso.

6- ANÁLISIS DE YACIMIENTOS HISPANOS.

Esta familia no ha aparecido en ningún yacimiento del Neógeno español. Los únicos restos encontrados proceden ya del Pleistoceno medio:

.1- Arganda (Madrid).

Edad: Pleistoceno medio.

Material: Colección Museo Arqueológico Nacional.

Escápula derecha (1).

Radio-ulna (1).

Descripción e interpretación.

La morfología de la escápula (Lám. F7 ; fig. 17) permite su atribución al género Hyla. Esta pieza es muy esbelta y alargada; carece de cresta en el margo anterior; la pars acromialis está bien desarrollada y no solapada por la clavícula; sinus interglenoidalis abierto y muy visible en norma lateral. Su estructura es similar a la de los bufónidos (ver capítulo IX) y pelobátidos, diferenciándose de los segundos por su carencia de cresta anterior, y de los primeros por su mayor alargamiento y desarrollo relativamente mayor de la pars acromialis.

Este elemento concuerda perfectamente en tamaño y morfología con las propias de Hyla arborea e H. meridionalis.

Una radio-ulna derecha, muy pequeña y esbelta, con fossa radii rudimentaria, puede también atribuirse a esta especie, aunque con la inseguridad propia del escaso valor taxonómico de este elemento, que por otra parte no es compatible con nin

gún otro anuro del yacimiento.

6- BIOGEOGRAFÍA

La similitud osteológica entre las dos únicas especies europeas y el registro fósil de que se dispone hasta el momento, no permiten modificar ni confirmar ningún esquema actual acerca de la taxonomía o filogenia de estos animales. Si es posible en cambio precisar la historia biogeográfica de estos animales en el Viejo Mundo.

Es posible hoy día disponer de un modelo temporal coherente que explique la colonización de gran parte del planeta por esta familia. Este modelo puede resumirse en los apartados que siguen, y fué elaborado inicialmente por SAVAGE (1973).

1- El área de origen de estos animales, según se deduce de la zona donde aparecen actualmente con máxima diversidad y formas más primitivas, debió corresponder a Sudamérica (en zonas tropicales) (SAVAGE, 1973).

2- La ausencia de Hylidae en la región Etiópica actual permite aproximar la época de origen de la familia, pues debió estar entre el Cretácico inferior, cuando Sudamérica y África se separan completamente, y el Paleoceno, cuando se registran los fósiles más antiguos (en Brasil, ver sección 3-).

3- Los hílidos debieron invadir Norteamérica a través del puente de Panamá, que duró un tiempo relativamente corto, durante el Paleoceno**, manteniéndose en Centroamérica (como en la actualidad) en zonas de bosque tropical y sufriendo una ra

** Sudamérica queda posteriormente totalmente aislada hasta el Plioceno.

diación secundaria (SAVAGE, 1973).

4- Este último conjunto, en época comprendida entre el Paleoceno y el Oligoceno inferior (cuando aparecen los primeros fósiles atribuibles), debió segregar un grupo (Hyla y quizás los restantes géneros hoy día holárticos) extratropical. La ausencia de hílidos europeos en el Paleógeno, aún siendo un dato negativo, supondría que la época de origen de este grupo fué más tardía del límite Eoceno inferior-medio, pues hasta ese momento existía una conexión directa entre ambas masas continentales. La explicación de porqué no se dió un paso de formas tropicales con anterioridad, debe corresponder en nuestra opinión a que las condiciones del sector septentrional de Norteamérica en la época debieron ser extratropicales (AXELROD, 1975; para evolución de la flora).

5- Si el punto anterior es correcto, la invasión del Viejo Mundo se dió via Behring, en época no anterior al Eoceno medio. Asia parece constituir, por diversificación de Hyla en media docena de especies muy similares, un centro de radiación poco importante (SAVAGE, 1973).

6- La invasión de Europa sólo pudo darse con el final del Mar de los Urales, evento datable en el Oligoceno superior o quizás con restricciones en el Oligoceno medio (POMEROL, 1973). El registro fósil conocido es consistente con esta interpretación.

7- Formas fósiles morfológicamente idénticas a las actuales estan presentes en Europa al menos desde el Turoliense. El registro fósil de la serie neógena y pleistocénica de Grecia indica continuidad al respecto, pero en cambio no aparecen fósiles en la Península Ibérica hasta el Pleistoceno medio. Esta distribución, que junto a otros datos sugiere una regionalización de las batracofaunas neógenas, es prácticamente la contraria a la de la familia Pelodytidae, también arborícola.

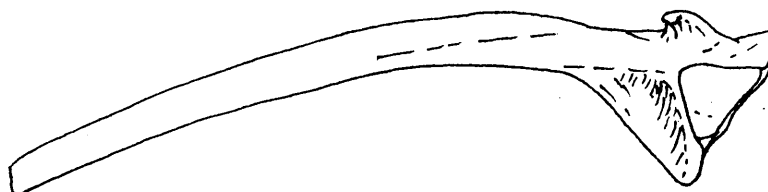
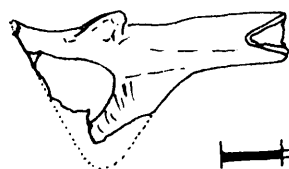
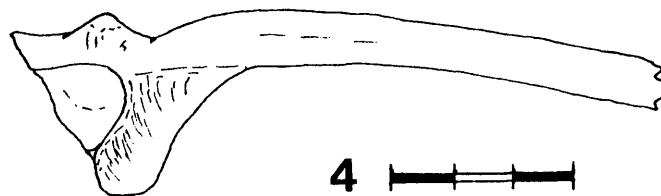
8- La época de invasión del norte de Africa es desconocida, pero su ausencia en el rico yacimiento de Beni-Mellal en Marruecos (VERGNAUD-GRAZZINI, 1966) indicaría que no fué anterior a la MN 7, y por lo tanto que no se dió en la etapa de tránsito del "Burdigaliense".

9- La llegada a España de estos inmigrantes, si aceptamos como significativo el dato de su ausencia en el numeroso material del Turoliense ibérico examinado, es un fenómeno postmiocénico y por lo tanto relativamente reciente.

10- La biogeografía de los Hylidae presenta bastantes rasgos comunes con la de la familia Bufonidae, a excepción de que éstos presentan además un centro de radiación africano muy antiguo (ver capítulo IX).

LÁMINA 10.1.

- Figura 1- Hyla meridionalis. Actual. La Laguna (Tenerife). Ilion izquierdo. Norma lateral externa.
- Figura 2- Hyla sp. Spilia 3 (Grecia). Ilion derecho. Norma latero-externa.
- Figura 3- Hyla sp. Spilia 3 (Grecia). Húmero izquierdo. Norma ventral.
- Figura 4- Hyla arborea. Actual. Campos (Asturias). Ilion derecho. Norma lateral externa.
- Figura 5- Hyla sp. Ano Metochi 2 (Grecia). Ilion derecho. Norma lateral externa.

LAMINA 10.1**1** **2** **3** **5****4**

CAPITULO XI.

FAMILIA SALAMANDRIDAE.

CAPITULO XI. FAMILIA SALAMANDRIDAE.

1- INTRODUCCIÓN.

El Orden Caudata posee en números relativos el mejor registro fósil de todos los anfibios modernos, aunque desafortunadamente no en la abundancia que sería de desear para una comprensión filogenética del grupo. Un tratamiento global de este Orden excede claramente los límites de este trabajo, y no será realizada aquí. Los objetivos que pretendemos en este capítulo son únicamente describir e interpretar los restos de urodelos aparecidos en los nuevos yacimientos. El Dr. R. ESTES (San Diego, com. pers.) tiene en un estado avanzado de elaboración una revisión total de los fósiles conocidos de este grupo, trabajo que estamos seguros sentará las bases interpretativas y facilitará notablemente los estudios posteriores. Por desgracia en lo que a nosotros respecta, esta revisión no ha sido completada, y así nos hemos visto obligados a realizar en persona la revisión de bastantes de las especies nominales con que cuenta la familia Salamandridae a fin de proveer una infraestructura preliminar para la interpretación de los nuevos restos.

.1- Familias del Orden Caudata.

La taxonomía subordinal y suprafamiliar de este Orden ha sido tradicionalmente materia de controversia desde NOBLE (1931), difiriendo de forma sustancial las diferentes propuestas de los diversos autores. Al respecto, y a los propósitos de este capítulo, adoptaremos la clasificación de EDWARDS (1976), donde puede encontrarse además un resumen histórico de esta problemática cambiante. La taxonomía propuesta por este autor es la siguiente:

Orden CAUDATA.

Suborden Cryptobranchoidea.

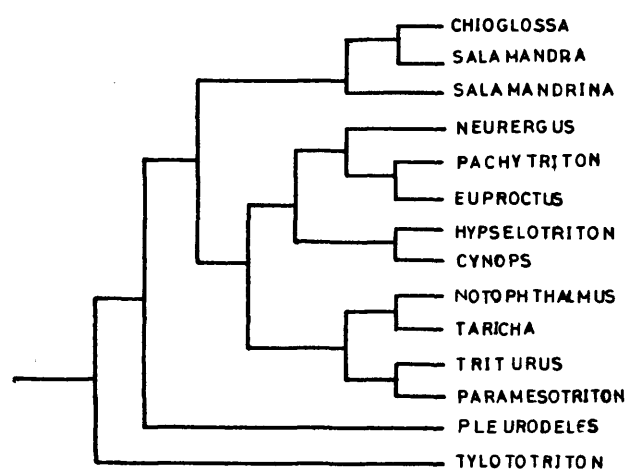
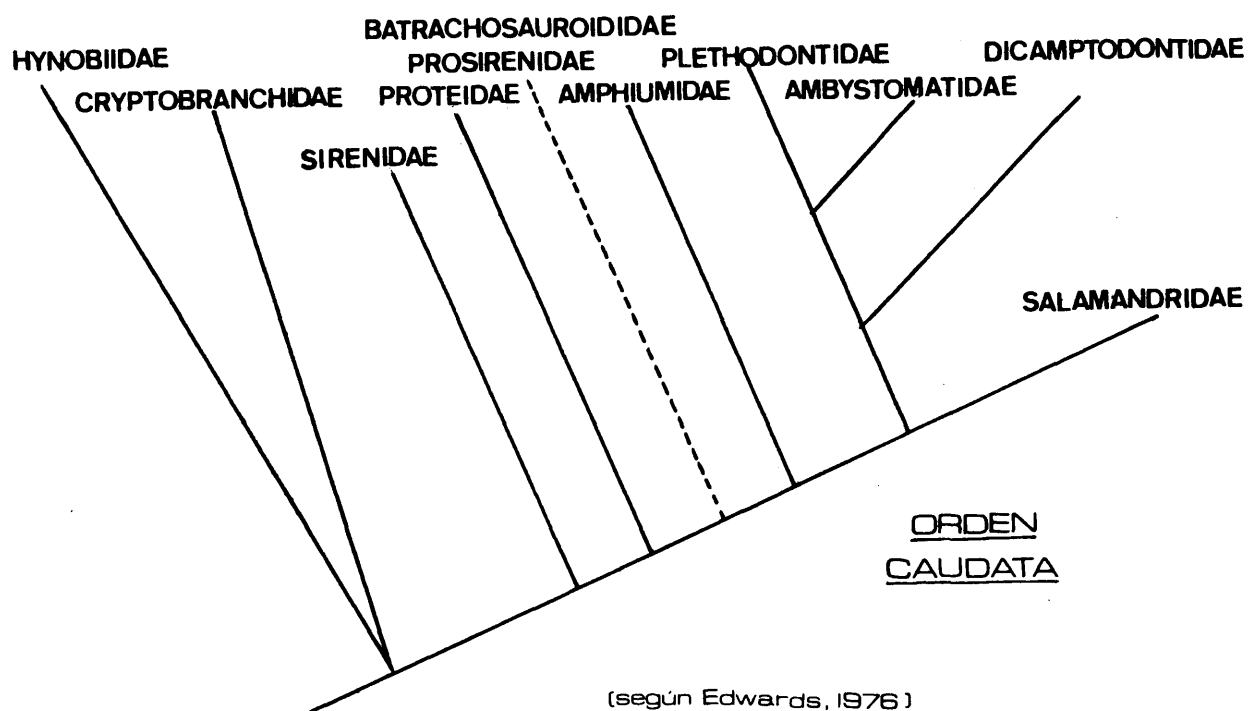
Familia Cryptobranchidae.

- Familia Hynobiidae.
- Suborden Sirenoidea.
- Familia Sirenidae.
- Suborden Proteoidea.
- Familia Proteidae.
- Suborden Batrachosauroidoidea.
- Familia Batrachosauroididae.
- Familia Prosirenidae.
- Suborden Amphiumoidea.
- Familia Amphiumidae.
- Suborden Ambystomatoidea.
- Familia Dicamptodontidae.
- Subfamilia Dicamptodontinae.
- Subfamilia Rhyacotritoninae.
- Subfamilia Scapherpetontinae.
- Familia Ambystomatidae.
- Familia Plethodontidae.
- Suborden Salamandroidea.
- Familia Salamandridae.

El dendrograma de la página siguiente responde a esta misma clasificación.

.2- El Orden Caudata en Europa.

La región biogeográfica actual Neártica es la que tiene la mejor representación actual y fósil del Orden, pues a excepción de la familia Hynobiidae están presentes todos los restantes grupos. En Europa están presentes en la actualidad las familias (STEWART, 1969) Hynobiidae, Proteidae, Plethodontidae y Salamandridae, a las que se añaden representantes fósiles de Prosirenidae y quizás Ambystomatidae (ver sección 3-). El grupo sin duda más numeroso y diversificado en este área son los salamándridos, tanto actualmente como en cuanto a registro fósil. Los restos aquí tratados pertenecen exclusivamente a esa familia, por lo que en las secciones siguientes nos restringiremos fundamentalmente a ellos.



(según Wake y Özeti, 1969)

GENEROS ACTUALES de la
FAMILIA SALAMANDRIDAE

2- OSTEOLOGÍA DE LAS FORMAS ACTUALES.

El registro fósil de la familia Salamandridae presenta también el problema de la existencia de dos tipos básicos de fosilización (articulados y desarticulados), ya comentado en el capítulo II. Los restos desarticulados, estudiables tridimensionalmente, son fundamentalmente vértebras sueltas. Por ello, en las notas que siguen trataremos la morfología de las vértebras troncales, que son los elementos más significativos entre los que suelen conservarse, basándonos en observaciones personales del material relacionado en el Apéndice 2.

La infraestructura taxonómica utilizada es la de WAKE y ÖZETI (1969), desarrollada mediante la integración de caracteres de diversos sistemas anatómicos según una metodología cládica (ver capítulo II), y cuyo dendrograma se presenta en la página anterior. Estos autores detectan 4 grupos genéricos actuales, y sugieren sin darles una denominación formal que se trata de tribus. Estos grupos son:

1- Chioglossa, Salamandra y Salamandrina. WAKE y ÖZETI (1969), basados en ÖZETI (1967), consideran a Mertensiella como sinónimo de Salamandra, aunque con rango subgenérico. En nuestra opinión, el estudio de ÖZETI (1967), en el que no se compara Mertensiella con Chioglossa, no es lo suficientemente convincente, y sin pretender entrar en la discusión detallada de esta problemática preferimos seguir considerando de momento a Mertensiella como género independiente. Este conjunto tragenérico será denominado en este trabajo como grupo I.

2- Neurergus, Pachytriton, Euproctus, Hypselotriton, Cynops, Notophthalmus, Taricha, Triturus y Paramesotriton. Denominaremos a este grupo grupo II.

3- Pleurodeles.

4- Tylototriton.

Los grupos 3 y 4 presentan estadios primitivos en una mayoría de los caracteres utilizados por WAKE y ÖZETI (op. cit.), y por ello su separación cladística es difícil. A los efectos de nuestra exposición agruparemos ambos en la tribu III.

La columna vertebral de un salamándrido se compone de una primera cervical (:"atlas"), un número variable según especies (y a veces intraespecíficamente) de troncales, un sacro, varias (normalmente 3) caudosacrales, y un número variable de caudales. El patrón general de la familia, con algunas de sus constantes y variaciones, ha sido descrito en ESTES y HOFFSTETTER (1976). (*) Con respecto a la disposición de los forámenes de los nervios raquídeos, que es constante, véase EDWARDS (1976). Las notas que siguen se refieren únicamente a vértebras troncales. En las descripciones de fósiles se comentarán otros elementos.

GRUPO I.

Las vértebras de Chioglossa y Mertensiella ** son muy similares entre sí, y ambas en menor grado respecto a Salamandra. Salamandrina presenta vértebras netamente diferentes.

Chioglossa lusitanica.

Aunque las proporciones varían a lo largo de la columna, Chioglossa presenta vértebras muy alargadas y estrechas con relación a otros salamandridos. El arco neural es aplanado, al igual que en los restantes miembros de la tribu, y muy poco prominente. Zigapófisis de forma ovalada muy estrechas. Neura pófisis con forma de quilla muy baja y sin placas ornamentales. El arco neural se escinde distalmente formando una muesca. Existe una escotadura lateral entre postzigapófisis y procesos transversos***.

** Utilizaremos esta denominación sin intención de homología, y equivaliendo en este caso a "rib-bearer", anglicismo usado también en francés, y para el que no hemos encontrado traducción.

** Sólo se ha examinado M. caucasica.

* Ver también WORTHINGTON y WAKE (1972).

Procesos transversos orientados muy hacia atrás, poco robustos, el inferior sólo muy ligeramente mayor que el superior, y conectados por una lámina ósea. En las vértebras troncales anteriores la lámina no alcanza el extremo lateral de los procesos transversos, mientras que en las del tronco posterior se alcanza ese nivel, presentando por otra parte la lámina menor desarrollo debido a que los dos procesos transversos tienden a estar menos separados entre sí. Desde las prezigapófisis se desarrolla una cresta muy pequeña que alcanza el nivel dorsal del proceso transversal inferior.

El centrum es alargado; cóndilo esférico, bien individualizado y separado del resto por una muesca bien desarrollada. Láminas anteriores y posteriores unen el centrum con el proceso transversal inferior.

Chioglossa lusitanica es la única especie viviente del género. La morfología de Chioglossa meini, del Mioceno medio francés (ESTES y HOFFSTETTER, 1976), es muy similar (ver también lámina 11.4, fig 3 a 5).

Mertensiella caucasica.

Vértebras muy similares a las de Chioglossa, especialmente en morfología del arco neural, neurapófisis, zigapófisis y cóndilo del centrum. Sus vértebras son alargadas, aunque algo menos que Chioglossa, y con menor escotadura entre postzigapófisis y procesos transversos.

El proceso transversal inferior conecta fuertemente con el centrum anteriormente, pero no también posteriormente como muchos Triturus, aunque en la región posterior del tronco aparece sin embargo este carácter de forma rudimentaria.

No hemos dispuesto de esqueletos de Mertensiella luschani, especie en muchos aspectos intermedia entre Salamandra salamandra y Mertensiella caucasica (ÖZETI, 1967). Con respecto a las vértebras, este autor (op. cit.,:293) comenta que:

"The individual body vertebrae of these three species** are similar in general form, but in M. luschani they appear slightly wider and have a lower neural spine than S. salamandra and M. caucasica. In the latter, as also noted by Wolters torff, Lantz and Herre (1936), the vertebrae are noticeably more slender and have smaller processes".

De lo que cabe deducir que si las vértebras de M. luschani son algo más anchas que las de S. salamandra, ciertamente deben alejarse notablemente de las de M. caucasica.

Tanto Chioglossa como Mertensiella caucasica, por oposición a los restantes salamándridos, son capaces de una movilidad en tierra muy veloz, comparable a la de los lagartos (THORN 1968).

Salamandra.

Las vértebras de Salamandra salamandra han sido descritas en gran detalle por FRANCIS (1934). Se diferencian notablemente de las de Chioglossa y Mertensiella caucasica por no ser tan alargadas ni poseer superficies articulares zigapofisarias tan estrechas, no presentando tampoco el cóndilo anterior bien individualizado por una muesca marcada. Concuerdan en cambio en la presencia de un arco neural aplanado y de una neurapófi sis en forma de quilla y muy baja.

Las diferencias vertebrales entre las dos especies vivientes (S. salamandra y S. atra) son pequeñas, y su significación taxonómica difícil de establecer en ausencia de estudios de variación y no habiéndose examinado al respecto las diferentes subespecies de S. salamandra. Algunos rasgos diferenciales han sido descritos en ESTES y HOFFSTETTER (1976). En adición, hacemos notar que las láminas anterior y posterior que conectan el proceso transversal ventral con el centrum están más desarrolladas en S. atra que en S. salamandra, y como el posterior de

** Salamandra salamandra, Mertensiella caucasica y M. luschani.

esta última especie está reducido, el patrón en norma ventral de la vértebra es distinto. La lámina anterior del centrum al proceso transverso ventral (:inferior) se encuentra escindida en dos ramas en S. atra por un foramen intermedio, mientras que en S. salamandra el foramen es dorsal a esta cresta. No habiendo examinado más de media docena de individuos de cada especie, no nos es posible atestiguar la variabilidad de estas características.

Salamandrina terdigitata.

Al igual que los restantes miembros de la tribu, Salamandrina presenta un arco neural poco abombado. La neurapófisis es baja, pero soporta dorsalmente una pequeña placa ósea no ornamentada. Esta estructura tiene forma de flecha en norma dorsal, con una escotadura distal que permite la inserción del extremo proximal de la vértebra siguiente. Las restantes características de este pequeño urodelo en cuanto a morfología vertebral son similares a las de Salamandra salamandra, y han sido ya descritas con gran detalle por WIEDERSHEIM (1875). Se diferencian de Chioglossa y Mertensiella caucasica en proporciones (menos alargada), morfología del cóndilo (mucho menos individualizado), mayor altura neurapofisaria y presencia de una placa dorsal.

El género Salamandrina es monoespecífico, y su primer registro fósil será descrito en este capítulo.

GRUPO II.

Cynops.

C. ensicauda.

Placa neurapofisaria bien marcada, aguzada anteriormente pero de bordes laterales casi paralelos en su mayor parte, lo que las diferencia bien de Salamandrina o Chelotriton (ver sección 3-), formando una banda continua a lo largo de la columna.

Su superficie dorsal no presenta ornamentación rugosa o tubercular. Zigapófisis ovaladas y bastante anchas, con escotadura entre ellas y los procesos transversos. La neurapófisis, que sostiene la placa, es muy alta, de altura igual o mayor que el resto de la vértebra; en su región distal se escinde en 2 ramas que terminan sobre la superficie dorsal de las postzigapófisis. Arco neural prominente, formando anteriormente un hemilindro bien marcado.

Los procesos transversos son fuertes, orientados marcadamente hacia atrás, y unidos por una lámina gruesa hasta el final. El proceso transverso ventral está conectado con el centrum por dos láminas, la anterior arrancando desde el mismo final anterior del cóndilo.

El sacro presenta una neurapófisis muy parecida a las de las vértebras troncales, aunque algo más corta antero-posteriormente. En la cola existen también placas neurapofisarias, pero sólo en el sector anterior, sin alcanzar a la vértebra anterior, y de tamaño progresivamente decreciente hasta desaparecer. Esta especie tiene costillas postsacras.

C. pyrrhogaster.

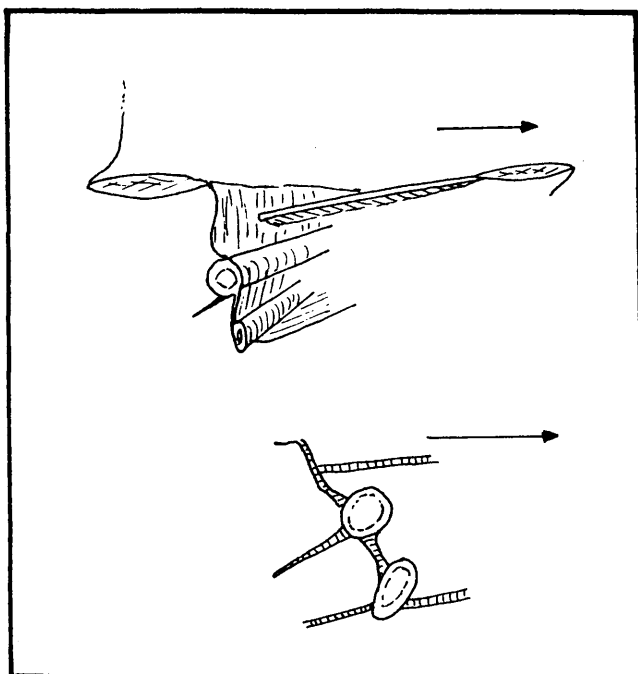
Especie de vértebras similares a las de la anterior, pero más pequeñas y gráciles. Placa neurapofisaria más estrecha y fina anteriormente, por lo que pierde su contorno cuasi rectangular, alcanzando sin embargo a la vértebra anterior. Neurapófisis muy alta. Procesos transversos proporcionalmente más largos y finos que en la especie anterior.

El género Cynops contiene 4 especies actuales (THORN, 1968): C. pyrrhogaster, C. ensicauda, C. orientalis y C. cyanurus, y desgraciadamente no hemos contado con material comparativo de las dos últimas. Este género se conoce en estado fósil (ver sección 3-).

Hypselotriton.

H. wolterstorffi.

Neurapófisis muy alta, fina, y dividida distalmente como en Cynops. Placa neurapofisaria muy rudimentaria en las vértebras troncales anteriores, inexistente en el resto. Las zigapófisis se orientan bastante oblicuamente; su conexión dorsal con los procesos transversos presenta una morfología sui generis para los salamándridos examinados: Como se observa en el diagrama adjunto, ambos procesos transversos están situados muy ventralmente, el dorsal desarrolla una cresta hacia arriba (dorso-ventral) que conecta con la prolongación de la postzigapófisis; las prezigapófisis conectan por una lámina con el sector dorsal de esta última cresta. El proceso transverso dorsal desarrolla además otra cresta hacia atrás, perpendicular a la anteriormente citada, y que queda aislada.



La conexión del centrum con el proceso transverso ventral se realiza, como en otros miembros del grupo, mediante dos

láminas. La anterior, muy desarrollada, alcanza el nivel de separación del cóndilo con el resto del centrum. La posterior no forma una superficie perpendicular al plano sagital como en otros miembros del grupo, sino que se orienta algo oblicuamente en sentido ventral, con lo que forma unas "pseudobasiapófisis" muy abiertas.

El género Hypselotriton es monoespecífico y desconocido en estado fósil.

Neurergus.N. crocatus.

Las neurapófisis de las vértebras troncales de esta especie son relativamente más bajas que las de la mayoría de las restantes formas de este grupo, relativamente gruesa, y carente de placa superior. Distalmente se escinde en 2 ramas, entre las que penetra el extremo neurapofisario de la vértebra siguiente.

Estas vértebras son de aspecto ancho, debido fundamentalmente a la existencia de una lámina desarrollada entre las prezigapófisis y la parte media de los procesos transversos superiores. Entre las postzigapófisis y los procesos transversos dorsales sólo hay una lámina pequeña, por lo que la escotadura entre ambas es muy pronunciada. Los procesos transversos son cortos, y están relativamente juntos, unidos por una lámina en toda su longitud con independencia del rango de la vértebra. El centrum conecta por una lámina anterior y una posterior con el proceso transversal inferior, pero éstos parten lateralmente, por lo que el cilindro del centrum resalta bien en norma ventral. Forámenes vertebrales presentes pero de poca extensión.

El género Neurergus es monoespecífico y no ha sido encontrado en estado fósil.

Pachytriton.Pachytriton brevipes.

Sus vértebras troncales carecen de placa neurapofisaria. Neurapófisis fina y relativamente baja. El arco neural se abomba mucho posteriormente, presentando una escotadura distal muy pequeña. Procesos transversos bajos y finos, unidos en toda su longitud por una lámina. Pre y postzigapófisis conectan por láminas pequeñas con el proceso transversal dorsal. El proceso transversal ventral desarrolla una lámina hacia delante de poca extensión.

Pachytriton es monoespecífico y desconocido en estado fósil.

Euproctus.

E. asper.

Neurapófisis relativamente baja y aguda, bifurcándose notablemente en su extremo distal. Carece de placa neurapofisaria. Arco neural no aplanado, pero sin formar tampoco el perfecto hemcilindro de otras formas. Zigapófisis conectan con el proceso transversal dorsal mediante láminas moderadamente desarrolladas. Procesos transversos fuertes, unidos en toda su longitud por una lámina. Las láminas entre centrum y proceso transversal ventral son de extensión relativamente pequeña. Centrum con rudimentos ventrales de una carena longitudinal en el sector medio (Lámina 11.1, fig. 1-3).

E. platycephalus.

Vértebras similares a las de la especie anterior, pero diferenciables en los puntos siguientes: Neurapófisis algo más alta; escotadura entre zigapófisis y procesos transversos mejor marcadas. Cresta media ventral mucho mejor marcada. Este último rasgo no aparece en el atlas ni en V_2 o V_3 , pero sí de V_4 a V_{15} . El sacro (V_{16}) carece de esta estructura bien desarrollada.

El género Euproctus tiene actualmente otra especie (E. montanus), de la que no hemos contado con material de comparación.

Paramesotriton.

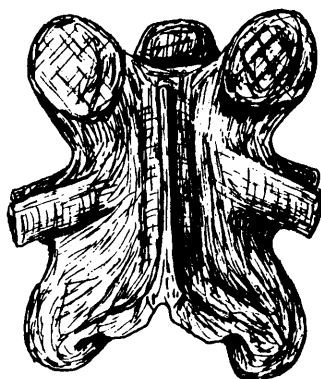
P. chinensis.

Neurapófisis fina, muy alta, poco bifurcada distalmente, donde forma un ángulo muy cerrado. Presenta una placa neurapofisaria muy poco ancha, rectangular, y con zonas deprimidas

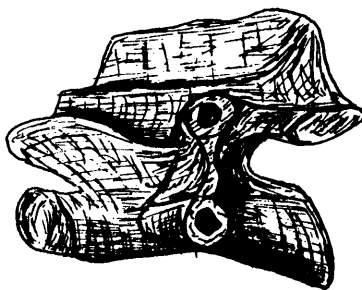
LÁMINA 11.1-

- 1, 2 y 3: Euproctus asper. V₆ en normas dorsal, lateral y ventral. Actual.
- 4, 5: Triturus boscai. Vértebra troncal en normas dorsal y lateral.
- 6, 7 y 8: Triturus cf. marmoratus. Vértebra troncal en normas dorsal, lateral y ventral. Escobosa 0.

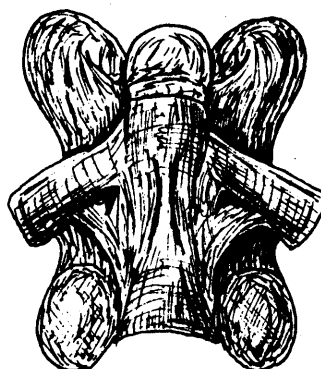
LAMINA 11.1



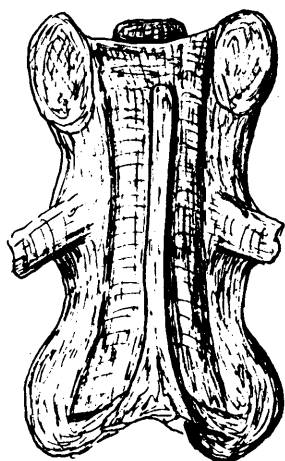
1



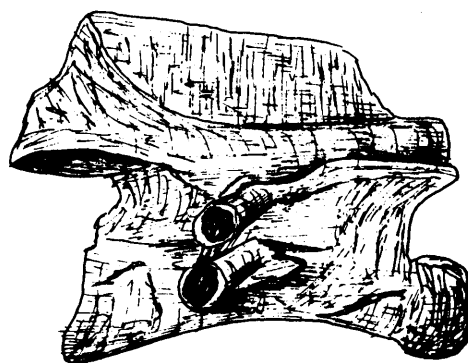
2



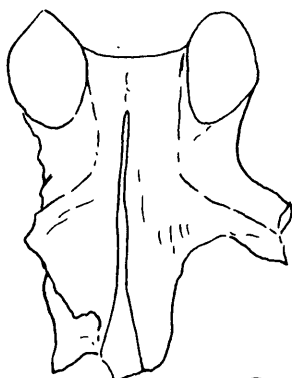
3



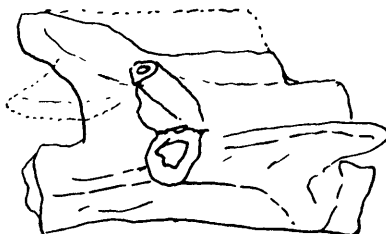
4



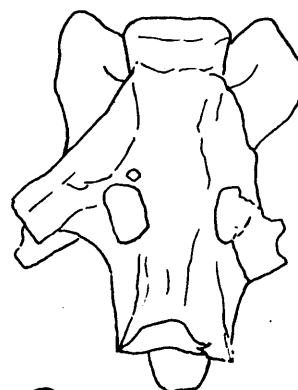
5



6



7



8

pero sin tubérculos ni ornamentación poligonal. No existe con tinuidad entre las placas de las diferentes vértebras.

Esta especie carece de crestas desarrolladas entre las zigapófisis y los procesos transversos dorsales. Procesos transversos muy juntos en toda la columna, unidos por una lámina fuerte en toda su longitud. Láminas entre procesos transversos ventrales y centrum poco desarrollados, en especial el anterior.

Las restantes especies del género (P. hongkongensis y P. deloustali) no han podido ser consultadas osteológicamente.

Triturus.

T. marmoratus.

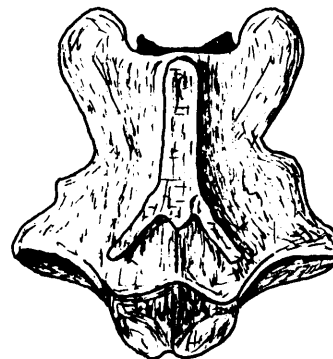
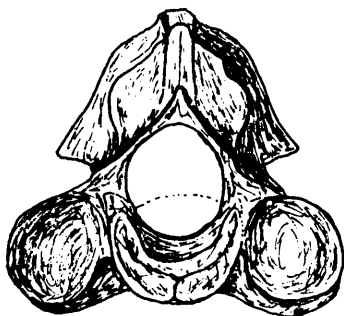
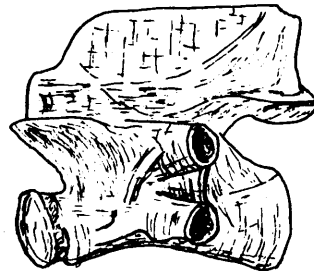
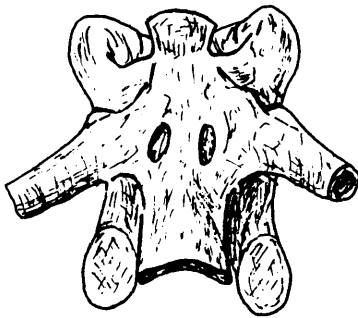
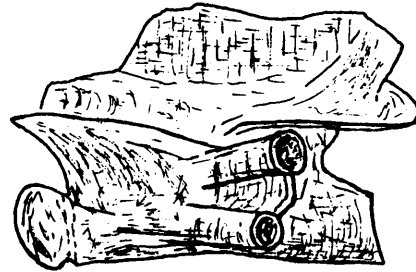
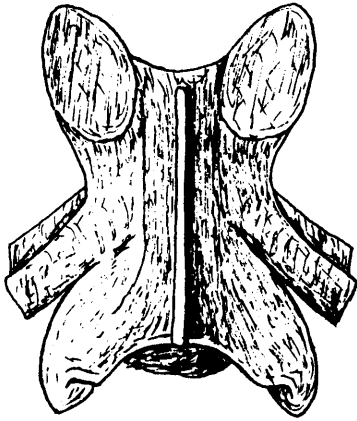
Carece de placa neurapofisaria. Espina neural moderadamente alta y dividida distalmente (Lámina 11.2, fig. 3 y 4; Lám. 11. , fig. 1 a 3). Crestas entre procesos transversos dorsales y zigapófisis moderadamente desarrolladas; ambas alcanzan casi el mismo punto: dorsal y medio del proceso transverso superior. Arco neural no aplanado, abombado muy abruptamente en el sector posterior en correspondencia con la división de la neurapófisis. Crestas entre los procesos transversos ventrales y el centrum poco desarrolladas, delimitando forámenes grandes. Cóndilo con muesca posterior poco pronunciada. Procesos transversos bien separados en toda la columna, con lámina en toda su longitud.

T. cristatus.

Vértebras parecidas a las de la especie anterior, pero diferenciables de ésta, así como de los restantes miembros del género, por la siguiente combinación de rasgos: Neurapófisis muy baja, casi alcanzando el orden de magnitud del Grupo I de géneros; arco neural muy prominente, en forma de hemicilindro apreciable en toda la longitud (norma dorsal), contrastando con el plano zigapofisario y sus crestas. Zigapófisis muy alar

LÁMINA 11.2-

- 1 y 2- Triturus alpestris. Vértebra troncal media.
Normas dorsal y lateral. Actual.
- 3 y 4- Triturus marmoratus. Vértebra troncal de
rangó V₄₋₆. Normas ventral y lateral.
Actual.
- 5 y 6- Salamandra salamandra. Atlas. Normas ante-
rior y dorsal. Actual.

LAMINA 11.2

gadas. Cresta prezigapofisaria-proceso transverso dorsal muy pequeña. La lámina de conexión entre ambos procesos transversos es de tipo trabecular.

T. vulgaris.

Nétamente diferente de las vértebras de las dos especies anteriores. Tamaño menor. Neurapófisis de altura moderada y carente de placa dorsal. Láminas entre zigapófisis y procesos transversos muy desarrolladas. Procesos transversos unidos por lámina poco trabecular. Crestas de conexión entre centrum y procesos transversos ventrales bien desarrolladas, las anteriores de contorno en forma de arco y sin alcanzar el límite posterior del cóndilo.

T. montandoni.

Vértebras muy similares a las de la especie anterior, pero más anchas, aún con un desarrollo equivalente de crestas superiores. La neurapófisis, sin placa, es notablemente más gruesa y robusta que en T. vulgaris.

T. boscai.

Las vértebras de este pequeño tritón son también muy similares a las de T. vulgaris, aunque tiene procesos transversos relativamente menos robustos, proporciones más alargadas, y menor desarrollo de las láminas que conectan el centrum con los procesos transversos ventrales. Neurapófisis más robusta.

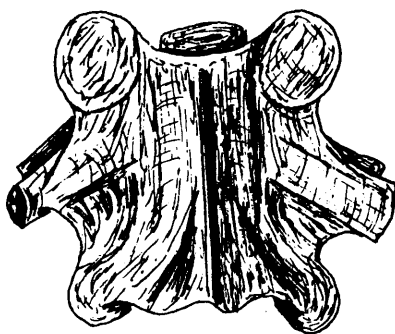
T. helveticus.

Sus vértebras son también similares a las de las tres especies anteriores. La neurapófisis, carente de placa, es relativamente más alta que la propia de las especies del género anteriormente descritas. Crestas entre procesos transversos y zigapófisis algo más desarrolladas que en T. vulgaris. Láminas centrum-procesos transversos ventrales de extensión moderada. Muesca de separación del cóndilo poco marcada. Ver Lám. 11.3, fig. 4 a 6.

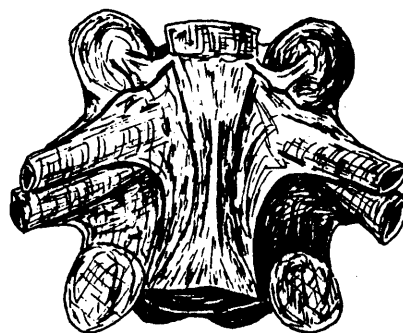
LÁMINA 11.3-

- 1, 2 y 3- Pleurodeles waltli. Vértebra rango V_4 .
Normas dorsal, ventral y lateral. Actual.
- 4- Triturus helveticus. V_8 . Norma ventral.
Actual.
- 5 y 6- Triturus helveticus. V_9 . Normas dorsal
y lateral. Actual.

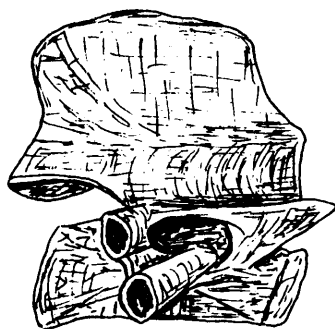
LAMINA 11.3



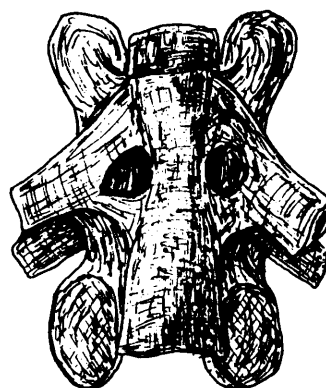
1



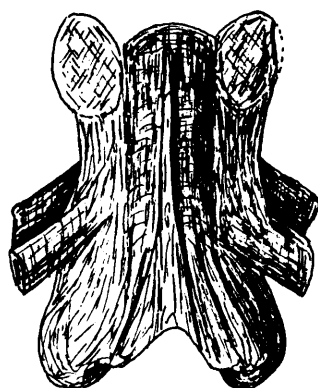
2



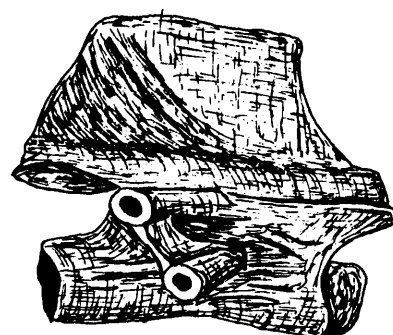
3



4



5



6

T. alpestris.

Neurapófisis de altura moderada, sin placa, y con bifurcación distal muy rudimentaria. Cresta prezigapófisis-proceso transverso dorsal poco marcada. Cresta postzigapófisis-proceso transverso dorsal muy rudimentaria, con muesca prominente entre ambos. Láminas ventrales poco desarrolladas. Estas vértebras se diferencian bien de las del grupo de T. vulgaris, alcanzando también una talla superior. Con respecto a T. marmoratus, y en mayor medida T. cristatus, la separación por este elemento es posible.

Taricha.

La morfología vertebral de las especies vivientes y fósiles de este género ha sido revisada recientemente por TIHEN (1974), quien considera que pueden establecerse dos subgéneros: Taricha (Taricha), para todas las especies vivientes, y Taricha (Palaeotaricha) para las especies fósiles T.(P.) oligocenica (ver VAN FRANK, 1955) y T. (P.) miocenica (TIHEN, 1974). Las formas fósiles presentan una placa neurapofisaria relativamente bien desarrollada, mientras que en las especies actuales es rudimentaria, siendo los restantes caracteres similares. Todas estas formas son norteamericanas.

Notophthalmus.

Al igual que en el género anterior, puede encontrarse una descripción completa de los elementos vertebrales de las especies actuales y fósiles en TIHEN (1974). El registro fósil tiene hasta el momento 3 especies: N. robustus, del Mioceno inferior de Florida (ESTES, 1963), N. slaughteri, del Mioceno medio de Texas (HOLMAN, 1966) y N. crassus del Mioceno medio de Dakota del Sur (TIHEN, 1974). Al igual que en Taricha, las neurapófisis de las formas fósiles son más robustas, y las restantes características muy similares a las de las especies vivientes, no siendo disparatado suponer un origen común para ambos géneros.

GRUPO III.

Los dos miembros vivientes de este grupo, y en especial el género Tylototriton, son de especial importancia para la interpretación del registro fósil del Terciario europeo.

Pleurodeles.

P. waltli.

Las vértebras troncales de esta especie (Lám. 11.3, fig. 1 a 3) son robustas. Neurapófisis sin placa dérmica y muy alta. Zigapófisis bastante redondeadas, conectadas con el proceso transversal dorsal por láminas de gran extensión. Arco neural prominente. Procesos transversos grandes y robustos. Láminas ventrales moderadamente desarrolladas, sin ventanas internas. Cóndilo poco diferenciado del resto. Sector medio ventral del centrum aguzado. Arco neural abombado distalmente, sin bifurcación marcada.

Pleurodeles poireti, especie actualmente africana, no ha podido ser consultada osteológicamente.

Tylototriton.

T. verrucosus.

Neurapófisis muy alta, cerca de vez y media la altura restante de la vértebra. Placa neurapofisaria bien desarrollada, de forma "acorazonada" irregular, aunque no tan ancha ni bien definida como Chelotriton paradoxus (ver sección 3-). Esta placa presenta una ornamentación a base de un retículo continuo de celdillas poligonales de paredes altas, con pequeños forámenes dentro de cada celda. La placa se dispone en toda la longitud de la neurapófisis.

Zigapófisis redondeada; procesos transversos cortos y fuertes. Cresta prezigapofisaria-procesos transversos moderadamente desarrollada, uniéndose a la lámina que conecta ambos

procesos transversos y no al pr. tr. dorsal. Láminas centrum-procesos transversos inferiores poco marcadas, delimitando ventanas pequeñas. No se presenta una lámina postzigapófisis-proceso transverso, por lo que existe una escotadura marcada.

La longitud total de la placa neurapofisaria en el sacro es sólo de las $3/4$ partes distales.

T. andersoni.

Vértebras similares a las de la especie anterior, de las que se diferencia en los puntos siguientes: Placa neurapofisaria más lanceolada y de bordes más definidos; tipo de ornamentación con celdillas más pequeñas; cresta postzigapófisis-procesos transversos superiores algo más desarrollada. La longitud de la placa va disminuyendo a lo largo de la columna según el siguiente patrón: V_1 a V_{10} completa, V_{11} a V_{14} (sacro) sólo en $1/3$ distal. El sector proximal de la serie caudal de vértebras, así como las sacro-caudales, presentan placa, menos ancha, pero en toda la longitud. En las vértebras posteriores desaparece.

Otros ejemplares de la misma especie examinados presentan una reducción de la ornamentación de las placas, y en un caso (MCZ 22517) ésta se basa sólo en pequeños forámenes y menos de media docena de celdillas poligonales separadas entre sí.

Otras especies vivientes del género (T. taliangensis, T. asperrimus, T. kweichowensis y T. chinhaiensis; THORN, 1968) no han podido ser consultadas osteológicamente. Otros rasgos osteológicos pueden consultarse en REISE (1892) y HERRE (1935 a) (ver también sección 5-). El género cuenta con representación fósil (secciones 3-, 5-).

Primeros autores y sinónimos de las especies tratadas en esta sección se encuentran en THORN (1968) y BRAME (1967 y en prensa).

3- FORMAS FÓSILES DESCRITAS.

Centraremos esta sección esencialmente en las formas europeas de la familia Salamandridae, aunque se ofrecerán también algunas referencias de estudios clave de otras familias o áreas geográficas.

.1- Africa.

El registro fósil africano es escaso y exclusivamente mesozoico. NEVO y ESTES (1969) describen Ramonellus longispinus, un nuevo género y especie del Cretácico inferior de Israel** que atribuyen con ciertas reservas a la familia Prosirenidae.

VERGNAUD-GRAZZINI (1974) menciona la presencia de un urodelo, aún indeterminado y pendiente de estudio, en el Cretácico superior del Niger.

.2- Asia.

Con respecto a la familia Cryptobranchidae, véase revisión de WESTPHAL (1958, 1970). Los salamándridos están representados por Procynops miocenicus, del Mioceno superior chino. Por la descripción e ilustraciones de esta forma articulada (YOUNG, 1965), no nos parece que se diferencie en nada del viviente Cynops, por lo que su validez genérica, en ausencia de revisión, debe considerarse sólo con las máximas reservas.(*).

.3- Norteamérica.

El registro fósil norteamericano es numeroso, y ofrecer aquí un examen detallado excedería claramente los límites de este trabajo. Con respecto a los grupos diferentes de los Salamandridae, pueden consultarse HECHT y ESTES (1960), para la

** Zona que en la época en cuestión estaba unida a Africa y no a Asia.

* SCHLOSSER (1924) menciona un fémur de Salamandridae del Mioceno superior de Mongolia.

descripción del resto más antiguo conocido, así como las revisiones de ESTES (1964, 1965; con referencias a trabajos anteriores), y ESTES (1969 a, b y c, 1975), HOLMAN (1968) y MESZOELY (1966) para estudios posteriores.

Todo el registro conocido de la familia Salamandridae, que abarca sólo formas integrables en los dos géneros actualmente vivientes en el área (Taricha y Notophthalmus), ha sido revisado por TIHEN (1974). Respecto a la conveniencia de mantener la validez genérica de Palaeotaricha frente a Taricha, véase también VAN FRANK (1955).

.4- Europa.

a- Proteidae.

Hylaeobatrachus croyi.

DOLLO (1884) describe esta forma articulada del Cretácico inferior belga, y aunque su atribución familiar no es segura, se considera generalmente como afín a los Proteidae (HERRE 1935 a; ESTES, 1965).

Palaeoproteus.

Dos especies forman este género, P. klatti (Eoceno medio de Geiseltal, HERRE, 1935 a) y P. gallicus (Paleoceno superior de Cernay; ESTES et alii, 1967). En opinión del último autor (ESTES et alii, op. cit.) es posible que se trate sólo de un salamándrido de morfología convergente.

Orthophyia.

Género con dos especies (O. longa y O. solida; MEYER, 1945), ambas del yacimiento de Oenningen (MN 7), que en ausencia de revisión han sido atribuidas con duda a los proteidos (HERRE, 1935 a; ESTES, 1965).

El DR. R. ESTES (San Diego; com. pers.) tiene en prensa

en colaboración con el Dr. DAREVSKI un nuevo género mioceno de esta familia.

b- Prosirenidae.

La sorprendente presencia de un miembro de esta familia, antes sólo conocida en yacimientos mesozoicos, en La Grive M y L 3 (MN 7 y MN 8), ha sido demostrada sin dudas por ESTES y HOFFSTETTER (1976). Hemos podido estudiar directamente este curioso animal (restos desarticulados).

"Triton megacephalus" Costa, 1864. Esta forma del Cretácico inferior de Pietraroia (Italia) fué atribuida por COSTA (1864) y D'ERASMO (1914-15) a los Salamandridae. Un examen directo del único ejemplar conocido (articulado) nos permite de sechar la validez de la supuesta atribución familiar. Este material fué revisado independientemente por el Dr. R. ESTES, que lo publicará en breve, opinando que se trata de un prosirénido (com. personal).

c- Cryptobranchidae.

WESTPHAL (1958) revisa todos los restos conocidos de la familia en Europa, que pueden atribuirse con confianza al género Andrias, y son congénéricos con las formas vivientes actualmente en Asia. Para adiciones posteriores véase WESTPHAL (1967 y 1970).

d- Hynobiidae.

Esta familia carece de registro fósil hasta el momento. AUFFENBERG y GOIN (1959) opinan que Wolterstorffiella (ver más adelante) puede ser uno de sus miembros, pero tanto HERRE (1950) como ESTES (1965) lo consideran un Ambystomatidae.

e- Ambystomatidae.

Wolterstorffiella wiggeri.

Procedente del Paleoceno superior de Walbeck, fué descrita por HERRE (1950), y atribuida a los Ambystomoidea en situación incertae sedis dentro de ellos. Como hemos indicado se le ha considerado en ocasiones como un hinóbido. ESTES (1965) considera correcta la atribución de HERRE (op. cit.). No hemos podido estudiar este material (desarticulado) de forma directa, pero haremos notar que si se excluye la aparente condición anficélica, la morfología de estas vértebras es muy similar a las del género Salamandra. En ausencia de revisión, nos parece aconsejable mantener reservas respecto a la atribución familiar.

Gereyiella mertensi.

Como el anterior, del yacimiento paleoceno de Walbeck (HERRE, 1950). Fué considerado un antecesor de los Plethodontidae, en cierto sentido comparable o intermedio entre ambistómidos y salamándridos (HERRE, 1950; HERRE y LUNAU, 1950). ESTES (1965) opina que puede tratarse de un Ambystomatidae.

Bargmannia wettsteini

Procedente del yacimiento de Neudorf (MN 6), fué descrito inicialmente por HERRE (1955). Tanto este autor como ESTES (1965) lo consideran Ambystomatidae.

f- Plethodontidae.

En adición a Gereyiella, antes comentada, sólo otro fósil ha sido considerado por algunos como miembro de esta familia.

Dehmiella schindewolfi.

Procede del "Burdigaliense" de Schnaitheim (HERRE y LUNAU, 1950), y fué considerado un Plethodontidae en la descripción original, así como con reservas también por ESTES (1965). WAKE (1966) excluye su pertenencia a esta familia. ESTES (1970^b) prueba que se trata en realidad de una vértebra deteriorada y

juvenil de Salamandra. Hemos podido estudiar el holotipo de esta especie (BSPHG 1940-V-70), y nos mostramos de acuerdo con la opinión anterior, siendo quizás la misma S. broilii (ver más adelante), abundante en el yacimiento.

No existe pues hasta el momento resto alguno fósil que pueda ser atribuido a esta familia entre los fósiles europeos descritos. Recordemos sin embargo que, al contrario que los Ambystomatidae, los Plethodontidae habitan actualmente nuestro continente.

g- Amphiumidae.

BRUNNER (1956) describe Amphiura norica basado en un paraesfenoides del Pleistoceno alemán. Respecto a este fósil, ESTES (1965) indica que la posesión de una carena ventral muy desarrollada lo aparta de cualquier urodelo, y que casi ciertamente pertenece a un pez. Ver también RAGE (1974) al respecto de ésta y otras especies de Brunner.

El mismo razonamiento puede quizás aplicarse a ? Ichthyophis mülleri Brunner, 1954, un supuesto ápodo (Orden Gymnophiona) del Pleistoceno medio alemán.

h- Salamandridae.

El registro fósil de esta familia es, al menos nominalmente, muy extenso. A fin de lograr una exposición más clara, se ha sistematizado de acuerdo con los grupos utilizados en la sección 2-.

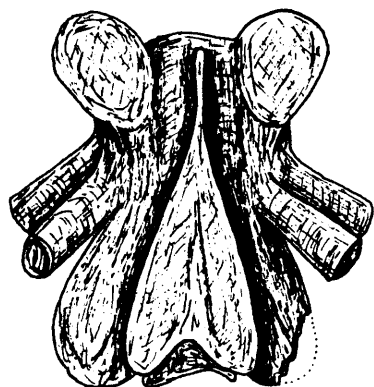
GRUPO I.

Salamandrina.

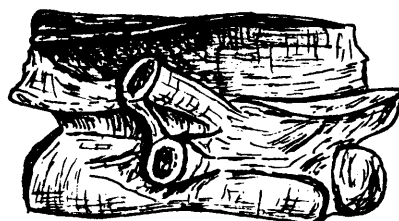
El primer registro de este género será descrito posteriormente en este trabajo.

LÁMINA 11.4-

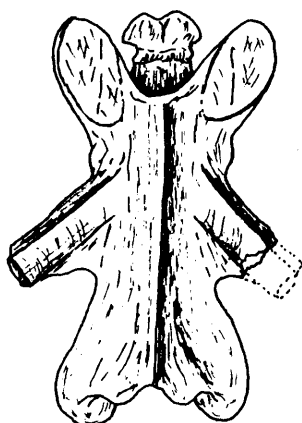
- 1 y 2- Salamandrina terdigitata. Vértebra troncal.
Normas dorsal y lateral. Oschiri.
- 3, 4 y 5- Chioglossa meini. Vértebra troncal. Nor-
mas dorsal, lateral y ventral. La Grive L3.
- 6, 7 y 8- Salamandra sp. Vértebra troncal. Normas dor-
sal, lateral y posterior. Escamps.

LÁMINA 11.4.-

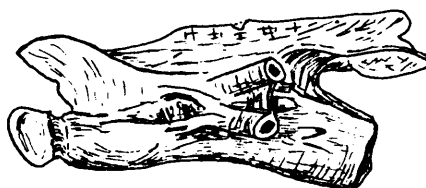
1



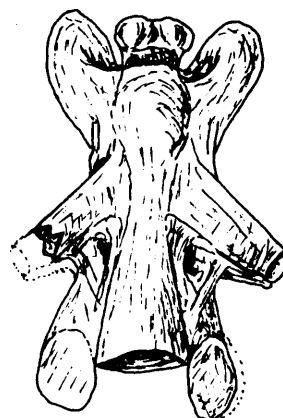
2



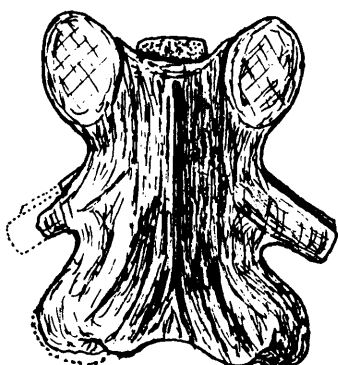
3



4



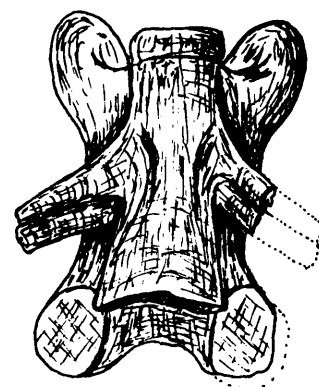
5



6



7



8

Mertensiella.

El género no ha sido citado nunca en estado fósil. Sin embargo, algunas vértebras del ageniense de Freuchlingen 2 (Alemania; BSPHG 1969-XXIII-52) aún inéditas (obs. pers.) quizás puedan ser atribuidas a este género.

Chioglossa.

El único resto fósil del género proviene de los yacimientos de La Grive M y L3 (MN 7 y MN 8), y fué descrito como Ch. meini por ESTES y HOFFSTETTER (1976). Hemos podido estudiar material de estos yacimientos, y representamos una vértebra troncal de esta especie (conocida sólo a través de restos desarticulados) en la lámina 11.4, fig. 3 a 5. La especie viviente no ha sido hasta el momento hallada en estado fósil.

Salamandra.

El resto más antiguo es una atribución dudosa del Paleoceno superior de Cernay (ESTES et alii, 1967). En esta sección veremos únicamente las especies extintas, detallando las actuales conocidas como fósiles en un apartado posterior.

Salamandra sansaniensis Lartet, 1851.

Descrita inicialmente por LARTET (1851) de forma muy sucinta y sin representación gráfica. El material es desarticulado y proviene de Sansan (MN 6). Recientemente ESTES y HOFFSTETTER (1976) han reivindicado su validez, describiendo nuevo material de La Grive M y L3 (MN 7 y MN 8). Hemos podido estudiar directamente material de ambos yacimientos y de Sansan. Como indican ESTES y HOFFSTETTER (op. cit.), las vértebras de esta especie son mayores que las de las dos especies actuales y relativamente más robustas, con láminas postzigapófisis-procesos transversos mejor desarrolladas.

Hemos podido examinar vértebras indistinguibles de estas en el Oligoceno medio francés (diversos yacimientos de Quercy),

y Mioceno inferior (Vieux-Collonges, MN 4) (obs. inéditas), en adición a las formas fósiles alemanas que citaremos más abajo. Los caracteres reseñados parecen constantes (en adultos) en todas las muestras francesas, habiéndonos sido posible examinar más de 200 vértebras.

Salamandra broilii Schlosser, 1922.

El yacimiento tipo es el ageniense de Württemberg. HERRE (1949) reivindica la denominación, describiendo en detalle y figurando estos restos desarticulados. Nuevo material es descrito en HERRE (1955), aunque no discute sus relaciones con S. sansaniensis. Las características de esta forma son las mismas que las indicadas para la especie anterior.

Nos ha sido posible el estudio en el Museo de Paleontología de Munich de muchos restos atribuibles a esta especie, incluyendo gran parte del material descrito por Herre, del Oligoceno inferior (Herrlingen 1), Oligoceno medio (Ronheim 1, Ehingen 1, 4 y 5), Oligoceno superior (Gassenstadt 1, Peublanc) y Mioceno inferior (Weissenau, Schnaitheim, Wintershof-West, Wintershof-Ost, Grafenmühle 2, Erkertshofen 1), totalizando más de tres centenares de vértebras que se muestran bastante homogéneas entre sí y con S. sansaniensis. Nos mostramos pues de acuerdo con la opinión del Dr. ESTES, quien revisó el material con anterioridad, en cuanto S. broilii debe considerarse como un sinónimo de S. sansaniensis (com. pers.).

Salamandra schindewolfi.

Probable sinónimo de S. sansaniensis. Ver anteriormente como Dehmiella.

Salamandra goussardiana Lartet, 1851.

Descrita muy brevemente y sin representación gráfica por LARTET (1851), del yacimiento de Sansan (MN 6). Las revisiones modernas de esta localidad sólo han detectado una especie del

género (ESTES y HOFFSTETTER, 1976), por lo que se considera una sinonimia de S. sansaniensis por prioridad de página.

Salamandra minula Brunner, 1957.

Salamandra perversa Brunner, 1957.

Las descripciones de BRUNNER (1957) son excesivamente cortas y ambiguas como para justificar estos taxones del Pleistoceno alemán. Véase al respecto RAGE (1974) y el apartado Amphiumidae de esta sección. Como ya hemos indicado en el capítulo IV, los tipos de este autor no pueden ser consultados actualmente, y sobre su validez taxonómica caben grandes dudas.

Praesalamandra.

Praesalamandra goessweinsteinia Brunner, 1957.

Praesalamandra pottensteinia (Brunner, 1956).

Praesalamandra sirenoides Brunner, 1957.

Taxones todos basados en paraesfenoides del Pleistoceno alemán (BRUNNER, 1956, 1957), a los que son aplicables los comentarios del párrafo anterior.

Heteroclitotriton.

Heteroclitotriton zitteli De Stefano, 1903.

H. zitteli, única especie del género (DE STEFANO, 1903), proviene de un yacimiento no precisado de Quercy, y su serie tipo no ha sufrido revisiones posteriores. Aunque no nos ha sido posible estudiar directamente el material en que se basa este taxón, el examen de la detallada descripción original y de las figuras acompañantes nos hace pensar que H. zitteli es idéntico en morfología y tamaño a Salamandra sansaniensis, muy común en esos yacimientos. Consideramos por lo tanto que Heteroclitotriton es un sinónimo de Salamandra, y su única especie debe considerarse S. sansaniensis, por lo que nos mostramos

contrarios a la opinión de NOBLE (1931), quien lo relaciona con Tylototriton, y de HERRE (1935a), para quien es cercano a Chio-glossa y Mertensiella.

Megalotriton.

Megalotriton filholi Zittel, 1890.

Forma descrita por ZITTEL (1890) con base en vértebras aisladas de Escamps (Oligoceno inferior, Quercy), y discutida posteriormente por DE STEFANO (1903) y HERRE (1935a, 1949) entre otros. Hemos podido estudiar el holotipo de esta especie (Museo de Munich), y nos parecen correctas las descripciones dadas por los autores citados. El tamaño de esta forma es realmente muy grande, y la poca prominencia de su arco neural y muy baja neurapófisis sin placa, permiten de forma clara que pueda ser atribuida al grupo I de géneros actuales, con morfología similar a la del género Salamandra, y no como sugiere NOBLE (1931) a Tylototriton. El holotipo es incompleto, pues presenta fracturados parte de los procesos transversos, por lo que hemos preferido representar (Lám. F 12, fig. 6 a 8) un ejemplar más completo de Mayence de la colección del Museo Británico.

La morfología de este taxón es cualitativamente muy similar a la de Salamandra, pero sus diferencias en tamaño, desarrollo de las láminas superiores y abombamiento distal son del mismo rango o exceden a las que se presentan dentro de los diversos grupos genéricos actuales (ver sección 2-), por lo que nos parece justificado considerar a Megalotriton como un género válido. En la sección 5- de este capítulo se ofrecen nuevos datos sobre esta forma.

Megalotriton portisi De Stefano, 1903.

Descrita por DE STEFANO (1903) también de Quercy. Desgraciadamente no hemos podido estudiar este material, y por la descripción y láminas originales cabe dudar de su validez. Los

rasgos diferenciadores con respecto a M. filholi (centrum menos robusto, superficie articular del centrum algo más convexa, amplitud de las zigapófisis menor, neurapófisis algo mayor) no parecen exceder a priori la variabilidad intercolumnar y/o de edad deducida por extrapolación de los salamándridos recientes, mientras que otras características originalmente indicadas (como la orientación relativa de los procesos transversos) parecen más bien debidas a que la única pieza representada gráficamente donde pueden comprobarse es un sacro (DE STEFANO, op. cit., lámina III, fig 6). El tamaño es sin embargo menor que en los típicos M. filholi, aunque mayor que S. sansaniensis. Es pues muy posible que M. portisi esté basado en realidad en piezas no totalmente desarrolladas de M. filholi, aunque sólo una revisión directa permitiría confirmarlo de forma inequívoca.

Palaeosalamandra.

Palaeosalamandra kohlitzi Herre, 1949.

Descrita por HERRE (1949) basado en vértebras aisladas del "burdigaliense" alemán (yacimiento tipo: Wintershof-West). Según este autor, Palaeosalamandra se diferencia de Salamandra broilii por presentar una escotadura tras las prezigapófisis (: lámina dorsal anterior) y una mayor incorporación del tubérculo (: proceso transversal dorsal), orientado más inclinado hacia atrás. Hemos podido estudiar el holotipo de esta especie (tipo del género) en Munich (BSPHG 1937-II-12151), y la descripción de HERRE (op. cit.) nos parece correcta, pero no su interpretación. Por las características mencionadas, y en especial la supuestamente más significativa (escotadura entre prezigapófisis y procesos transversos dorsales), no es posible justificar un rango genérico, pues las actuales Salamandra salamandra y S. atra las presentan, y por ende integran el rango de variación del género Salamandra. Con respecto a su validez como especie, haremos notar que P. kohlitzi no se diferencia más de S. sansaniensis de lo que lo hacen entre sí por ejemplo las poblaciones de S. salamandra bejarae con S. salamandra

de Israel. Es pues posible que "Palaeosalamandra kohlitzi" sea tan sólo un morfotipo poco frecuente, y en cierto modo "progresivo", de Salamandra sansaniensis. Esta forma no se conoce en ningún yacimiento en el que no aparezca también S. sansaniensis.

Palaeosalamandra renschi Herre, 1949.

Como la anterior, descrita por HERRE (1949) con base en vértebras aisladas de Wintershof-West. Hemos podido estudiar el holotipo (Museo de Munich), resaltando las siguientes características: arco neural aplanado, del tipo Salamandra, pero que sin embargo sufre un abombamiento en la zona central, prácticamente desde el límite posterior de las prezigapófisis y procesos transversos, decreciendo posteriormente, y aumentando de nuevo distalmente. Escotadura presente entre prezigapófisis y procesos transversos, pero lámina desarrollada entre estos y las postzigapófisis. Neurapófisis muy rudimentaria o inexistente.

El material atribuido a esta especie es escaso, pues aparte del holotipo sólo se conservan 3 vértebras. No habiendo encontrado parangón actual o fósil para esta morfología, y teniendo en cuenta el grado de variación que alcanzan las vértebras de urodelos cuando se consideran aspectos patológicos (ver más adelante), preferimos dejar a este taxón como species dubius, no pudiendo desecharse en absoluto que se trate de una anomalía y no de una especie real.

Voigtiella.

Voigtiella ludwigi Herre, 1949.

Descrita por HERRE (1949), su yacimiento típico es también Wintershof-West (MN 3). Estas vértebras, que hemos podido estudiar (incluyendo el holotipo) en el Museo de Munich, son idénticas a las de Salamandra sansaniensis a excepción de que la neurapófisis es algo más alta, arco neural ligeramente

más abombado y procesos transversos más fuertes y bastante perpendiculares al eje de la columna. Estas diferencias no justifican en nuestra opinión un género nuevo, y de hecho ni siquiera una especie, pues son del mismo orden de magnitud que las existentes entre las vértebras más proximales (especialmente V_2) con respecto a las restantes de una misma columna de Salamandra salamandra. HERRE (1950) describe un nuevo resto de Neudorf (MN 6), en adición a los ya conocidos de Wintershof-West, Wintershof-Ost y Floersheim (Mioceno inferior).

GRUPO II.

Archaeotriton.

Archaeotriton basalticus Meyer, 1859.

Descrito y figurado con mayor detalle por MEYER (1860b), se basa en un resto articulado muy incompleto del lignito del Oligoceno terminal de Warnsdorf (Bohemia, datación según SPINAR, 1972). Desgraciadamente no hemos podido estudiar este material directamente. Los restos descritos comprenden tan sólo el final del tronco y parte de la cola en norma lateral. El tarso está osificado, aunque desarticulado parcialmente, y resalta la gran altura de las neurapófisis vertebrales. Por este último carácter, coincide tanto con algunos miembros del grupo II como del III. La existencia y morfología de las costillas postsacras, que constituiría un criterio importante de asignación a este respecto, no puede determinarse con la claridad suficiente. No es posible pues establecer la significación de este resto en ausencia de revisión.

HERRE (1935) discute un fragmento de cráneo atribuido a esta especie (LAUBE, 1901, fide HERRE, 1935a), encontrando gran similitud morfológica con los actuales Euproctus y Pachytriton, aunque en su opinión el género está justificado.

Archaeotriton menzeli Laube, 1898.

Basado también en un fragmento posterior de columna vertebral del Oligoceno terminal /Mioceno inferior de Sulloditz (Bohemia), y como el anterior de relaciones dudosas en ausencia de revisión (ver HERRE, 1935a).

Koalliella.

Koalliella genzeli Herre, 1950a.

Descrita inicialmente por HERRE (1950 a) del Paleoceno de Walbeck (Alemania) con base en 5 vértebras aisladas, entre ellas un atlas. Las neurapófisis están bien desarrolladas, altas y robustas, aunque carentes de placa neurapofisaria. Láminas superiores e inferiores moderadamente marcadas. HERRE (op. cit.) considera esta forma como claramente perteneciente a los "tritones superiores" (: grupo II), con similitud a los actuales Notophthalmus y Cynops. No hemos podido estudiar este material directamente. ESTES et alii (1967) atribuyen una vértebra del Paleoceno superior de Cernay (Francia) al género Koalliella (como Koalliella sp.), y discuten sus relaciones.

Oligosemia.

Se han atribuido a este género 3 especies, que serán discutidas en la sección 5- de este capítulo.

Brachycormus.

Brachycormus noachicus (Goldfuss, 1831).

Procedente del lignito de Orsberg (Siebengebirge, Alemania)*, y descrito originariamente como "Triton noachicus", fué revisado y comentado ámpliamente por MEYER (1860b). De pequeño tamaño (long. total 5 cm), y con un número muy reducido de vértebras presacras (no más de 12). El carpo y tarso están sin embargo bien osificados. En ausencia de revisión directa, este resto no puede ser interpretado, como también indica HERRE (1935a).

* Edad Oligoceno terminal fide VERGNAUD-GRAZZINI y HOFFSTETTER

Triturus.

"Triton opalinus" Meyer, 1851.

Como menciona HERRE (1935a), excesivamente incompleto para su interpretación. Según este autor (HERRE, op. cit.), basándose en el estudio de anatomía comparada del tarso y carpo de salamándridos de BOLKAY (1927), podría ser un auténtico Triturus.

Triturus sansaniensis Lartet, 1839.

Descrito de una forma muy ambigua por LARTET (1839) (ver también GERVAIS, 1859), y basado en vértebras aisladas de Sansan (MN 6). Recientemente ESTES y HOFFSTETTER (1976) han examinado material antiguo de este yacimiento, en parte utilizado por Lartet, pero donde sólo aparece Triturus marmoratus entre los miembros del género, por lo que el taxón fósil se considera sinónimo de esta especie.

Triturus lacasianum Lartet, 1839.

Como el anterior de Sansan (LARTET, 1839). Se considera por el mismo razonamiento de T. sansaniensis como sinónimo de éste por prioridad de página, y por lo tanto del actual T. marmoratus. Haremos notar sin embargo que en una muestra de material de Sansan que hemos podido examinar (colección Universidad Estatal de Utrecht) ha aparecido una vértebra mal conservada del género Triturus, que difiere considerablemente de T. marmoratus, acercándose en cambio al tipo vertebral de T. vulgaris y formas afines.

Triturus rohersi Herre, 1955.

Procede del yacimiento de Neudorf (MN 6), y se basa en elementos desarticulados (HERRE, 1955). Este material no se ha podido consultar. En opinión de HERRE (op. cit.) es una especie muy afín al actual T. italicus, lo que de ser cierto situaría este resto en el grupo vertebral de T. vulgaris.

Triturus schnaitheimi Herre y Lunau, 1950.

Procedente del Mioceno inferior de Schnaitheim (Alemania), está basado en una pequeña vértebra. Este material no hemos podido consultarlo, pero por la descripción y dibujo publicado (HERRE y LUNAU, 1950) no creemos, en contra de los autores citados,,que esté estrechamente relacionado con Triturus cristatus. HERRE (1955) opina que está cerca de T. boscai, de lo que también disentimos. Este resto parece estar excesivamente deteriorado, y por la estructura del centrum y neurapófisis (según se desprende del dibujo), más parece corresponder a un fragmento de algún miembro del grupo III al que le faltase la placa neurapofisaria.

Triturus wintershofi Lunau, 1949.

Fragmento craneal de Wintershof-West (MN 3), discutido también por HERRE y LUNAU (1950), quienes lo relacionan con los actuales Triturus alpestris y Neurergus crocatus. Hemos podido estudiar este único resto (Museo de Munich), que nos parece demasiado deteriorado como para poder dilucidar su significación, y consideramos por tanto a este taxón como species dubius.

Triturus marmoratus (latreille, 1800).

La presencia de esta especie viviente ha sido demostrada por ESTES y HOFFSTETTER (1976) en los yacimientos de La Grive M y L3 (MN 7 y MN 8), en adición al ya citado de Sansan. Nos ha sido posible estudiar material de estas localidades.

GRUPO III.

Véanse láminas F 12, 11.

Chelotriton.

Chelotriton paradoxus Pomel, 1853.

Descrita muy ambiguamente y sin representación gráfica por POMEL (1853), del yacimiento de St. Gerard-le-Puy (Mioceno inferior). HERRE (1949) figura una vértebra de este curioso animal, que encuentra también en su estudio de diversos yacimientos del Mioceno inferior alemán.

Hemos representado una típica vértebra troncal de esta forma en la lámina F 12, fig. 1 a 5, procedente del Oligoceno terminal de Coderet (MN 0; Francia). Como puede observarse, presenta una alta neurapófisis que soporta una placa ósea de gran anchura y forma "acorazonada", provista de ornamentación tubercular en su superficie dorsal, y con una marcada escotadura distal que permitiría la conexión con la placa de la vértebra siguiente. Procesos transversos muy fuertes; láminas superiores bien marcadas, pero inferiores sólo moderadas. Las crestas entre prezigapófisis y procesos transversos no conectan con el proceso transversal dorsal, sino con el sector ventral de la lámina de unión entre ambos procesos transversos. Zigapófisis relativamente grandes y redondeadas. El atlas lleva también una placa neurapofisaria de forma lanceolada, aunque lógicamente más corta que las típicas del tronco medio. Su "proceso odontoideo" (*) es prominente y está dividido en dos superficies que forman ángulo recto entre sí.

La forma de la neurapófisis y de la placa, por analogía con las formas vivientes provistas de tal estructura, debe considerarse variable a lo largo de la serie troncal de la columna. En este sentido, en la numerosa muestra de Coderet que hemos podido consultar (Museo Nacional de Historia Natural, París) se observa variación (con etapas intermedias) hasta quedar reducida la placa al tercio distal. Como veremos más adelante, con referencia al material alemán, algunas de estas variaciones (y hasta en ocasiones simples roturas) parecen haber servido de base a nuevos géneros y especies.

* Denominación que no presupone homología alguna.

Es evidente, y así se ha sugerido repetidamente (ej NOBLE 1931; HERRE, 1935a y 1949), que los paralelos actuales más cercanos a Chelotriton lo constituyen las vértebras de Tylototriton. Es incluso muy probable que ambos deban incluirse en un mismo género. Este aspecto de la discusión, de difícil tratamiento aquí al conocerse Chelotriton sólo mediante vértebras aisladas, será desarrollado en la sección 5- de este capítulo, con base en la descripción de nuevos restos.

Hemos podido observar vértebras atribuibles a Chelotriton paradoxus en los siguientes yacimientos y colecciones:

Oligoceno medio: Belgarite IV A (Univ. de Utrecht).
 Pendaré III A (Univ. de Utrecht).
 Gaimersheim (Museo de Munich).

Oligoceno superior: Coderet (Mus. Nac. Hist. Natural,
 París).

Mioceno inferior: Laugnac (Univ. de Utrecht).
 Wintershof-West (Museo de Munich).
 Schnaitheim (Museo de Munich).
 Floersheim (Museo de Munich).
 Grafenmühle 2 (Museo de Munich).
 Erkershofen I (Museo de Munich).

Mioceno medio: Sansan (Univ. Claude Bernard, Lyon).

Esta especie ha sido citada además en el Mioceno medio de La Grive M y L3 (ESTES y HOFFSTETTER, 1976).

Grippiella.

Grippiella mohri Herre, 1949.

HERRE (1949) describe este género y especie basado en vértebras sueltas de diversos yacimientos "burdigalienses" del sur de Alemania (yacimiento típico: Wintershof-West). Este

autor basa la diagnosis en la forma de la neurapófisis, que es muy alta y sólo posteriormente soporta una placa (ancha y ornamentada tubercularmente). Hemos podido examinar material de esta especie, incluido el holotipo (BSPHG 1937-II-19159), y nos parece correcta la corta descripción de HERRE (1949), pero disentimos en cambio de su interpretación. Al no exceder las diferencias entre esta forma y la anterior el grado de variación actualmente presente dentro de una misma columna vertebral de Tylototriton, no nos parece justificada en absoluto una distinción genérica, y sería incluso muy dudoso que pudiera mantenerse una separación específica, pudiendo representar tan sólo a vértebras del sector inmediato presacro y sacros de Chelotriton paradoxus (ver observaciones sobre la variación columnar de las placas neurapofisarias de Tylototriton andersoni en la sección 2-).

Hemos observado la presencia de vértebras de esta morfología en varios de los yacimientos citados en el apartado dedicado a Ch. paradoxus.

Palaeosalamandrina.

Palaeosalamandrina dehmi Herre, 1949.

Como el anterior, descrito por HERRE (1949) de Wintershof-West. Hemos podido examinar el material original, incluyendo el holotipo (BSPHG 1937-II-19162). Se trata de vértebras robustas, con neurapófisis muy alta que soporta una placa relativamente estrecha, aunque su verdadera extensión es de difícil de terminación al estar el material fragmentado, distalmente escindida en dos ramas, y que abarca toda la longitud del arco neural. Como en las dos especies anteriores, la lámina entre las prezigapófisis y los procesos transversos alcanza a éstos a nivel de la unión dorsal del proceso transversal con la lámina de conexión entre ambos, y no en el proceso transversal dorsal. Esta última estructura, así como el abombamiento del arco neural (que no es aplanado) y la gran altura de la neurapófisis, alejan de forma muy clara a esta forma del géne-

ro actual Salamandrina. Por las mismas razones de la especie anterior que ya hemos aducido (esta vez con referencia a la morfología de las vértebras más anteriores del tronco), no es en absoluto justificable una separación genérica, y probablemente ni siquiera específica, pues a juzgar por la población de Coderet, está claramente dentro de la variabilidad de Chelotriton paradoxus.

Este tipo de vértebras ha sido citado (y hemos observado) en Wintershof-West y Wintershof-Ost. (MN 3).

Tischleriella.

Tischleriella buddenbrocki Herre, 1949.

Tischleriella langi Herre, 1949.

Tischleriella remanei Herre, 1949.

Este género y sus tres especies fueron descritas por HERRE (1949). Tischleriella buddenbrocki y T. langi tienen su yacimiento típico en Wintershof-West (MN 3), pero T. remanei está definida en Gaimersheim (Oligoceno medio). Hemos podido estudiar el material descrito por Herre en el Museo de Munich.

Tischleriella remanei está basada en un resto muy incompleto, a falta incluso de la placa neurapofisaria completa por rotura, siendo su restante constitución observable idéntica a la ya descrita para Chelotriton paradoxus. En nuestra opinión ciertamente no está justificada una denominación taxonómica formal para esta forma.

Tischleriella langi es también idéntica a Chelotriton paradoxus, del que sólo se diferenciaría por poseer placas neurapofisarias distalmente acorazonadas pero anteriormente de bordes casi paralelos. Estas piezas están sin embargo algo deterioradas, y la morfología descrita más parece basada en rotura de los bordes laterales de una placa normal "acorazonada" que real. Las líneas de máxima fragilidad, dado que la neurapofisis se ensancha dorsalmente en Chelotriton para soportar la placa, son precisamente las que definirían la morfología de

T. langi, según hemos podido observar también en la muestra de Coderet. Consideramos pues a esta forma como un sinónimo de Chelotriton paradoxus, presente además en los mismos yacimientos.

Tischleriella buddenbrocki difiere sin embargo de Chelotriton paradoxus en otros caracteres. Sus vértebras son más alargadas, y presentan una neurapófisis considerablemente menos alta (medidas en HERRE, 1949). Si bien a nivel genérico debe considerarse sinónimo de Chelotriton, es posible que se trate efectivamente de una especie distinta de Ch. paradoxus, por lo que en espera de restos más significativos es preferible mantener abierta la problemática de su validez.

Todos los restos de este grupo III anteriormente descritos están basados en elementos desarticulados, estudiables por tanto tridimensionalmente. Los que veremos a partir de ahora están basados en esqueletos articulados en lajas, y que sólo permiten un tratamiento bidimensional.

Tylototriton.

Tylototriton primigenius Noble, 1928.

Esta especie, de un género viviente, proviene del yacimiento de Oenningen (MN 7). Hemos podido estudiar directamente el holotipo y paratipos de este taxón (Museo Británico de Historia Natural), aunque no será preciso añadir nada a la excelente descripción e ilustraciones de NOBLE (1928). Esta forma, de gran tamaño, presenta una extensa ornamentación craneal y un robusto arco fronto-escamoso, así como costillas largas con potentes procesos tuberculares. Desafortunadamente, la estructura vertebral detallada no es visible, por lo que no puede hacerse una comparación directa con Chelotriton paradoxus (ver sin embargo la sección 5- de este capítulo).

Tylototriton weigelti Herre, 1935 a.

Descrita por HERRE (1935 a) del Eoceno medio de Geiseltal, quien justifica ámpliamente su pertenencia a Tylototriton tras un cuidadoso estudio de las especies vivientes del género. Desgraciadamente no nos ha sido posible la consulta directa de este material. Por la descripción original (HERRE, 1935a), esta especie es de talla menor que T. primigenius, y su morfología no muestra ningún rasgo de mayor primitividad que los representantes actuales. La morfología vertebral no puede observarse de forma detallada, aunque hay indicios de la presencia de una placa ósea neurapofisaria.

Tylototriton kosswigi Herre, 1949.

Proviene del Olig.sp.de Orsberg (Alemania). La descripción de HERRE (1949) es muy corta, y no se ofrece diagnosis comparativa. Desgraciadamente no nos ha sido posible su estudio directo. Tamaño muy pequeño (longitud total 44 mm). Según HERRE (op. cit.), la vértebra 5^a del tronco muestra una neurapofisis muy alta que portaba una placa ósea de forma algo redondeada. Arco fronto-escamoso robusto, carpo osificado. La significación de esta forma es difícil de establecer sin revisión directa, pudiendo constituir quizás una forma joven, a pesar de la opinión contraria de Herre.

Palaeopleurodeles.

Palaeopleurodeles hauffi Herre, 1941.

Procede del Mioceno medio de Randecker Maar (Alemania), y se basa en un esqueleto articulado visible ventralmente (HERRE, 1941). Desgraciadamente no hemos podido estudiar directamente esta forma, interpretada por HERRE (1941) como intermedia entre los vivientes Pleurodeles y Tylototriton, y de mayor similitud con el primero, aunque se resiste a afirmar que esté filogenéticamente relacionado con las especies vivientes. Por la descripción sólo es posible comprobar su pertenencia al grupo III de géneros, y por lo tanto no nos es posible

definirnos acerca de su validez y significado.

Epipolysemia.

Epipolysemia ogygia (Goldfuss, 1831).

Redescrita por MEYER (1860b) como Polysemia, y discutida también en detalle por HERRE (1935a, aunque sin revisión directa). Recientemente (BRAME, 1972) cambia la denominación genérica a Epipolysemia al descubrirse que la original fué utilizada con anterioridad para un lepidóptero sudamericano. Nuestros esfuerzos por localizar el material tipo han resultado infructuosos, por lo que no nos ha sido posible su estudio. El resto procede del Olig.sp.de Orsberg. Como comenta HERRE (1935a), el único rasgo de distinción genérica sería la existencia de unos orificios supernumerarios en el sector anterior craneal, que MEYER (1860b) no pudo interpretar, pero que en opinión de HERRE (op. cit) se forman en el contacto de frontales y prefrontales en situación anterior al extremo proximal del arco fronto-escamoso, así como un número corto de vértebras troncales. Más adelante describiremos con mayor detalle la morfología de esta forma.

NOBLE (1931) sugiere que esta especie tiene su parecido mayor con Triturus, pero como comenta HERRE (1935a), en lo que nos mostramos de acuerdo, su morfología no es compatible con esta opinión. Es muy posible, como discutiremos en la sección 5-, que esta forma sea tan sólo la larva de un Chelotriton o Tylototriton.

Epipolysemia rusconi (Costa, 1851).

Descrita muy suscintamente (como Salamandra rusconi) en un anuario de 1851, COSTA (1864) la describe en detalle y figura como Salamandra apennina. El material es revisado por D'ERASMO (1914-15) y atribuido al género Polysemia Meyer, 1860 b. Se trata de un esqueleto articulado, cuyo estudio nos ha sido posible en el Instituto de Paleontología de la Universidad de la Universidad de Nápoles (# 1094), en muy mal estado

de conservación. El yacimiento típico es Pietraroia, datado recientemente como del Albense basal (LEUCI, 1971). Dado su estado de conservación, los caracteres taxonómicamente significativos no son observables, y no hemos encontrado razón alguna en pro de su pertenencia a Epipolysemia, pudiendo interpretarse los rasgos mencionados por D'ESTEFANO (1914-15) de otras muchas formas. El Dr. R. ESTES (com. personal), quien también revisó el material, no cree que se trate siquiera de un anfibio, según justificará en un trabajo próximo.

"Salamandra" laticeps Meyer, 1858.

Descrita detalladamente por MEYER (1860b) y procedente de Markersdorf (Bohemia; Oligoceno terminal). Este resto, que no hemos podido estudiar directamente, no ha sido revisado nunca. NOBLE (1928), con base en la figura publicada, sugiere que esta forma es en realidad un Tylototriton, opinión de la que disiente HERRE (1935a), quien considera acertada la atribución genérica inicial como Salamandra. Aunque por las figuras y la descripción de MEYER (1860b) nos inclinamos más hacia la interpretación del resto como miembro del grupo III de géneros, es preferible, en tanto no sea objeto de revisión, considerarlo como incertae sedis.

Heliarchon.

Heliarchon furcillatus Meyer, 1863.

Procedente de Rott (Oligoceno terminal, MN 0, según TOBIEN, 1974), y descrito por MEYER (1863) con una amplia comparación con Epypolisemia. Hemos podido estudiar el holotipo (y único ejemplar conocido) en el Museo Británico (BM 42731). NOBLE (1931) sugiere que Heliarchon puede ser la larva de alguna especie de Tylototriton. HERRE (1935a), aún considerándolo cercano al grupo de Tylototriton, no acepta su interpretación como larva, pues considera que la osificación tosca del cráneo y las costillas largas (muy osificadas) no son compatibles con esa opinión. El razonamiento de HERRE (1935a) es

incorrecto, como demostraremos posteriormente, aunque debe re saltarse que entre las impresiones de partes blandas de Heliar-
chon no se han conservado restos que puedan ser interpretados
como branquias. Al igual que Epipolysemia, esta forma será dis
cutida en la sección 5- de este capítulo.

El registro fósil del Pleistoceno europeo.

En la sección anterior hemos citado los registros pleis-
tocénicos de taxones no vivientes actualmente, así como las
citas neógenas de especies y géneros actuales. Estos últimos
se reducen a nivel genérico a Chioglossa, Salamandra, Tritu-
rus y Tylototriton, y a nivel específico a Triturus marmora-
tus, en lo que respecta a Europa.

Durante el Cuaternario se han citado pocas veces miembros
de este grupo, en parte debido a la falta de especialistas, y
en parte a la escasez de investigaciones sobre los yacimien-
tos óptimos para su preservación, que son los rellenos de fi-
suras kársticas. Resaltaremos a este respecto que estos anima-
les no suelen aparecer en egagrópilas de Strigiformes (UTEN-
DÖRFER, 1952).

Entre los pocos testimonios publicados, cabe destacar a
VERGNAUD-GRAZZINI (1974), que cita la presencia de vértebras
de Salamandra sp. y Triturus sp. en el villafranquiense supe-
rior de Arondelli (MN 17/Q₁) prácticamente en el límite Plio-
-pleistoceno. BRUNNER (1954, 56 y 57) cita varios restos del
Pleistoceno alemán, sobre cuya validez en la determinación ta-
xonómica caben grandes dudas.

Como hemos visto, la proliferación de especies nominales
de la familia Salamandridae en el terciario europeo es real-
mente notable, por lo que no es de extrañar que su contribu-

a la resolución de problemas "neozoológicos" haya sido prácticamente nula. Un típico ejemplo de esta situación podría ser el relleno kárstico de Wintershof-West (MN 3), donde en total se han descrito 8 géneros y 10 especies de esta familia, que si hubieran sido válidas constituirían una asociación numéricamente irrepetible partiendo de la fauna actual. Las notas anteriores, que no pretenden ser una revisión completa, permiten sin embargo reducir este conjunto a sólo tres géneros, idénticos o muy cercanos a los actualmente vivientes.

4- ANÁLISIS DE YACIMIENTOS NO HISPANOS.

Al igual que en otros capítulos de este trabajo, se ha estudiado material de buen número de yacimientos franceses, cuya descripción detallada no será incluida aquí (ver capítulo IV). Entre ellos, y en lo referente a la familia Salamandridae, cabe destacar diversos del Oligoceno inferior y medio de Quercy, Oligoceno superior de Coderet, Mioceno de Bouzigues, Sansan, Laugnac, La Grive M y L3, La Mine des Rois, Cucuron, Serre de Vergés, Cases de Pene, y Plioceno de Sète. De igual forma, se ha examinado una numerosísima muestra (más de 1000 elementos) de Hoogbutsel (Oligoceno medio, Bélgica), que puesto que será publicada por otros (ver capítulo V) nos abstendremos de describir.

Los yacimientos no hispanos estudiados son en general depósitos palustres o fluvio-palustres en los que los restos de urodelos aparecen muy esporádicamente.

4.1- Gaimersheim (Alemania).

En adición a los restos ya mencionados en la sección 3- de nuestra revisión del Museo de Munich, hemos contado con una reducida muestra (colección Universidad Estatal de Utrecht) donde han aparecido 7 vértebras troncales de Salamandra sansanien-sis (Lámina 11.5, fig. 3 a 5). Un caso patológico de esta especie y localidad será discutido posteriormente.

4.2- Oschiri (Cerdeña).

Edad: Mioceno basal (probablemente Ageniense).

Material: Colección Universidad Estatal de Utrecht.

Vértebras aisladas: 380.

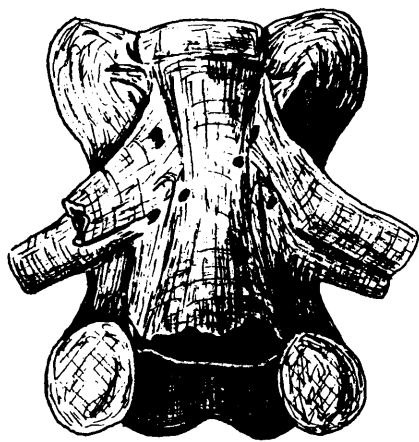
Descripción e interpretación.

A pesar de la abundancia, este material es de difícil estudio por causa de la deformación sufrida por estas piezas, que

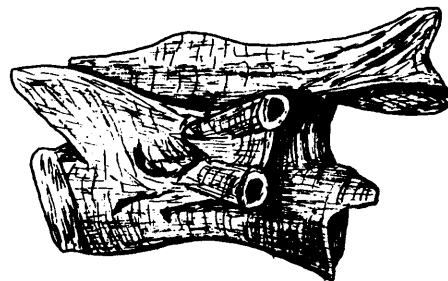
LÁMINA 11.5-

- 1, 2 y 3- Salamandra sansaniensis. Fonbonne I.
Vértebra troncal en normas ventral,
lateral y dorsal.
- 4 y 5- Salamandra sansaniensis. Gaimersheim.
Vértebra troncal en normas dorsal y
lateral.

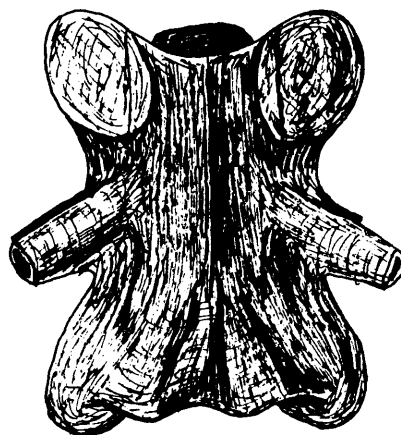
LAMINA 11.5



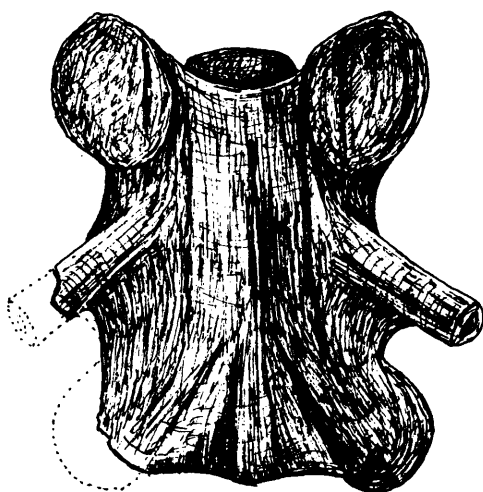
1



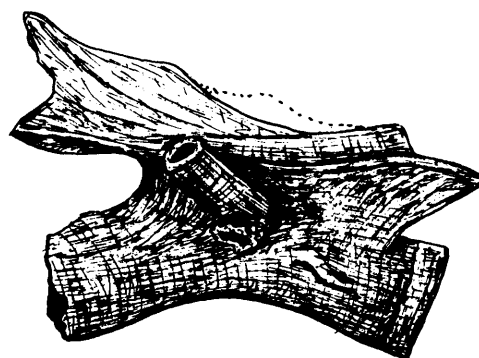
2



3



4



5

aunque sin fracturarse estan en muchos casos comprimidas según diversos planos. Los caracteres de estos elementos nos parecen totalmente idénticos a los de la actual Salamandrina terdigitata, y que por haber sido ya descritos en la sección 2- de este capítulo no será necesario repetir aquí. En la lámina 11.4, fig. 1 y 2, hemos representado una típica vértebra troncal de esta forma fósil. La morfología de Salamandrina terdigitata es por otra parte muy característica, claramente diferencial con respecto a los restantes miembros de la familia, por lo que la clasificación de estos restos nos parece bastante segura. Ver osteología de S.terdigitata en WIEDERSHEIM (1

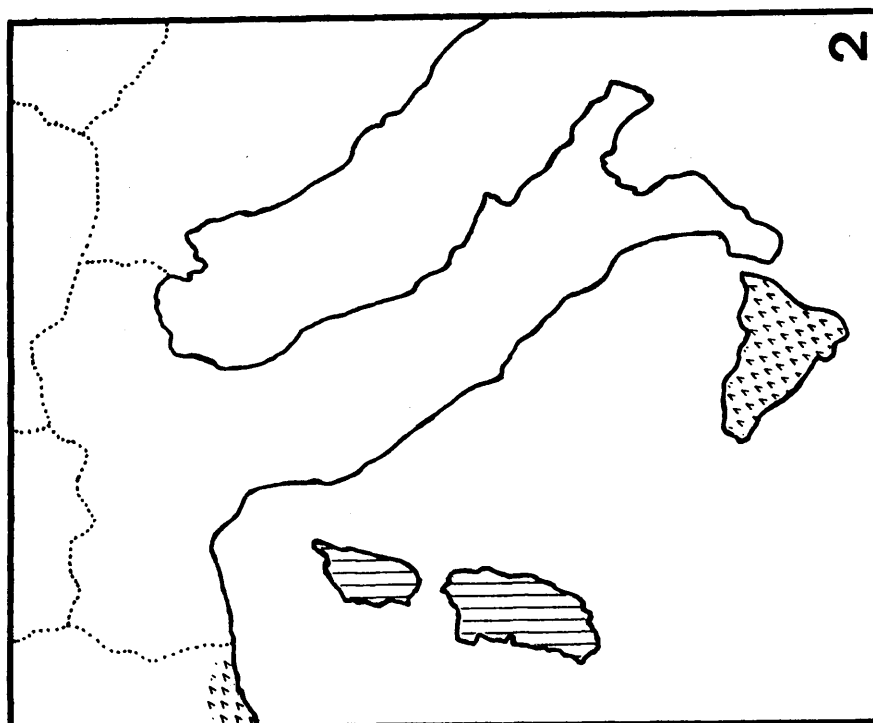
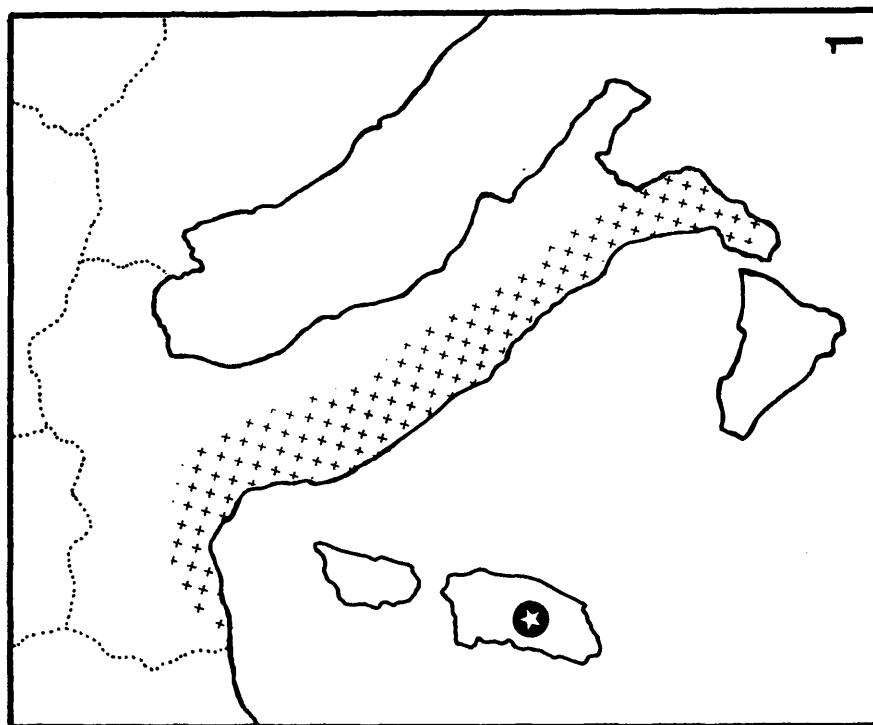
Con todo, el tamaño realmente muy pequeño de este material parece indicar que en su casi totalidad debió pertenecer a individuos jóvenes, probablemente en etapas ante-metamórficas. Las características neurapofisarias de este material son sin embargo, en cuanto a desarrollo, perfectamente equivalentes a las presentes en los adultos actuales, por lo que podría pensarse que quizás los adultos de esta forma fósil fueran más robustos en su estructura vertebral que los actuales. Esta suposición, una vez que se desconoce actualmente la influencia de la metamorfosis y del desarrollo en la morfología de la neurapofisis de S. terdigitata, no nos parece que justificara actualmente una denominación taxonómica nueva.

La aparición de Salamandrina terdigitata en el Mioceno inferior de Cerdeña, que a la sazón era también una isla, como lo prueban sus faunas endémicas de micromamíferos (DE BRUIJN y RUMKE, 1974), es ciertamente sorprendente en el plano biogeográfico. Los únicos anfibios del yacimiento muestran una clara disconformidad al respecto: Discoglossus aff. sardus ha sido interpretado (capítulo IV) como idéntico o predecesor directo muy similar del endemismo tirrénico actual (Discoglossus sardus), mientras que Salamandrina terdigitata no vive actualmente en esas islas, estando circunscrita exclusivamente a diversas regiones de la península itálica. En el mapa de la página siguiente, basado en STEWARD (1969), THORN (1968) y KNOEPFLER (1961) se representan estas distribuciones.

Distribución actual de la fauna fósil de Oschiri.

- Mapa 1- -Estrella: Oschiri (Cerdeña).
 -Trama de cruces: Distribución actual de
 Salamandrina terdigitata (THORN, 1968;
 STEWART, 1969).
- Mapa 2- -Trama de líneas: Distribución actual de
 Discoglossus sardus (KNOEPFLER, 1961).
 -Trama de ángulos: Zonas más cercanas al
 archipiélago tirrénico con Discoglossus
 pictus.

DISTRIBUCION ACTUAL DE LA FAUNA FOSIL DE OSCHIRI



Añadamos por último que esta fauna de Oschiri es la primera en la que se encuentra fósil el género Salamandrina, toda vez que su supuesta forma cercana Palaeosalamandrina (ver sección 3-) es en realidad un miembro del grupo III de géneros (Chelotriton).

4.3- Sandelzhausen (Alemania).

Edad: MN 6.

Material: Colección Universidad Estatal de Utrecht.
Vértebras (2).

Descripción e interpretación.

Dos pequeñas vértebras de esta localidad, algo deterioradas, presentan las características del viviente T. vulgaris y en menor medida de T. montandoni y T. helveticus, grupo al que quizás habría que añadir "T. rohersi" de Neudorf (ver secciones 2- y 3-). Dado el estado y escasez del material, no resulta posible realizar una determinación específica inequívoca, pero es en todo caso un indicio más de la existencia de este grupo actual en el Mioceno medio.

4.4- Pikermi 4 (Grecia).

Edad: MN 12.

Material: Colección Universidad Estatal de Utrecht.
Vértebras (5).

Descripción e interpretación.

Estas vértebras, al igual que las discutidas en el yacimiento anterior, presentan la morfología de T. vulgaris y formas afines, pero no de T. marmoratus, T. cristatus o T. alpestris. Tampoco en este caso es posible asignar el material a una especie concreta dentro del mencionado grupo.

4.5- Ano Metochi 2 (Grecia).

Edad: MN 12 o 13.

Material: Colección Universidad Estatal de Utrecht.

Fémur (1).

Un resto de esta naturaleza, y además fragmentario, es obviamente inclasificable, incluyéndose aquí tan sólo a efectos de completar la asociación de anfibios del yacimiento.

4.6- Kaiafa 1 (Grecia).

Edad: Pleistoceno medio.

Material: Colección Universidad Estatal de Utrecht.

Vértebras (2).

Descripción e interpretación.

Una vértebra troncal y una caudo-sacra que pueden atribuirse con confianza al género Triturus. Dado su estado de conservación, no es factible determinar la especie a que pertenece entre las del género, aunque puede excluirse su pertenencia a T. cristatus.

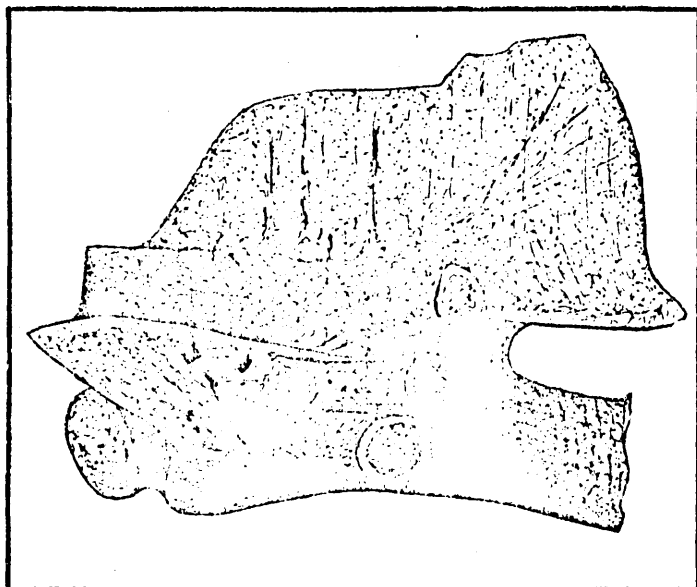
4.7- Algunas malformaciones y restos patológicos vertebrales.

Hasta donde tenemos noticias no se ha trabajado hasta ahora en malformaciones vertebrales de salamándridos en condiciones naturales (*). Nos ha parecido por ello interesante resumir muy brevemente algunas de nuestras observaciones en material fósil. Desgraciadamente no es posible establecer frecuencias de aparición.

* Existen muchos estudios que tratan de malformaciones osteológicas desde otros puntos de vista, por ejemplo en estudios de regeneración etc.

Proceso transverso supernumerario.

El ejemplar que se representa en esta página procede del Mioceno medio de Appelshofen (Alemania), y pertenece a la colección del Museo de Munich (agradecemos al Dr. ESTES que nos



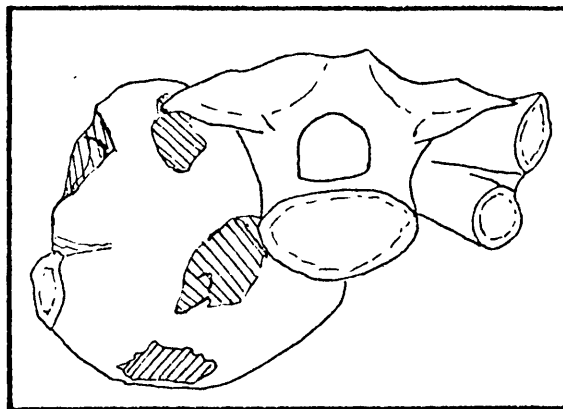
permitiera el estudio de esta pieza, de un material por él en periodo de revisión). Muestra 3 procesos transversos perfectamente desarrollados para la articulación de la costilla. Esta pieza, atribuible al género Triturus, es sin embargo normal (2 procesos) en el lado contrario.

Fracturas consolidadas con exóstosis.

Representamos más abajo, en norma posterior y de forma esquemática, un caso de gran callo de consolidación (?) en los procesos transversos izquierdos de una vértebra de Salamandra sansaniensis de Gaimersheim (Oligoceno medio; Museo de Munich). Se ha observado otro caso, afectando sólo a uno de los procesos transversos, en una Salamandra cf. salamandra de Senéze (Francia; Pleistoceno basal).

Exóstosis articular.

Un caso en Salamandra sansaniensis (La Grive M, Universidad Claude Bernard, Lyon), que afecta al cóndilo izquierdo del atlas.



Fusiones vertebrales.

Son el caso más frecuente. En la descripción del material

de la Cueva de los Huesos (Asturias; sección 5-) representaremos uno de estos casos.

5- SALAMÁNDRIDOS DEL NEÓGENO Y CUATERNARIO ESPAÑOL.

5.1- Cetina de Aragón (Zaragoza).

Edad: MN 2b.

Material: Colección Universidad Estatal de Utrecht.
Vértebra (1).

Descripción e interpretación.

Se conserva solamente una mitad anterior de vértebra troncal a falta de los procesos transversos derechos. Arco neural en forma de hemicilindro, no aplanado. Láminas dorsales muy de sarrolladas. Prezigapófisis de forma redondeada, poco alargadas. Cóndilo del centrum de gran tamaño, sin forma esférica, pues es anteriormente casi plano, y sin muesca de separación con el resto. Procesos transversos robustos.

Dado su estado de conservación, este fósil es inclasificable a nivel específico o genérico. Por los pocos rasgos que pueden observarse, puede ser diferenciado sin embargo de los grupos genéricos I y II, coincidiendo con el III.

5.2- Navarrete del Rio (Teruel).

Edad: MN 2b o 3a.

Material: Colección R. ADROVER.
Vértebra (1).

Descripción e interpretación.

Esta vértebra troncal (Lám. F 5, fig. 20) está a falta del tercio distal. Prezigapófisis redondeadas; arco neural potente, con forma de hemicilindro que resalta mucho. Procesos transversos muy desarrollados. Cóndilo anterior grande, sin muesca de separación con el resto del centrum. Láminas entre prezigapófisis y procesos transversos muy desarrolladas, sin escotadura marcada, conectando posteriormente con el proceso transverso ventral en su sector dorsal. Neurapófisis fractura

da, aunque por la sección del grosor puede inferirse que debió ser robusta. Ventanas subcentrales pequeñas. Láminas inferiores poco desarrolladas.

La morfología general, y en especial la forma del arco neural, permiten diferenciar claramente este resto de cualquier miembro del grupo genérico I. El poco desarrollo de las láminas ventrales, y en especial la unión del proceso transversal a la lámina superior (prezigapófisis-procesos transversos), lo separan nítidamente de la morfología común del grupo II, siendo en cambio idéntica a las de Chelotriton (grupo III), con el que concuerda también por las restantes características. No siendo posible sin embargo observar la morfología de las placas neurapofisarias, es conveniente limitar la atribución a Cf. Chelotriton, significando con tal partícula que aunque todos los rasgos observables son coincidentes, éstos no son suficientes como para que la atribución sea inequívoca.

5.3- Rubielos de Mora II (Teruel).

Edad: MN 3 b.

Material: Colecciones de la Universidad Estatal de Utrecht (UU) y del Inst. "Lucas Mallada" (CSIC) (ILM), de acuerdo a la tabla siguiente: (No se incluyen fragmentos muy deteriorados).

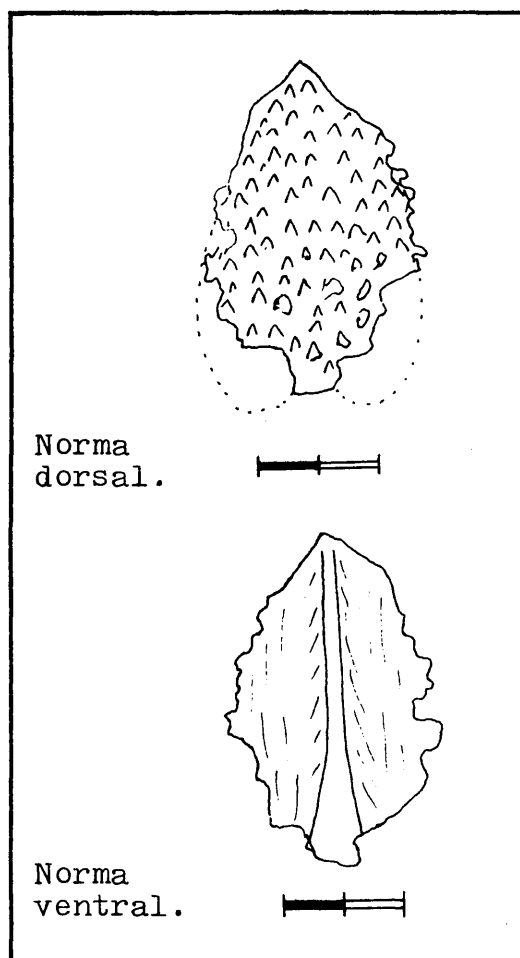
	UU	ILM
Articulados (lajas)	2	12
Vértebras	15	5
Costillas	1	7
Dentario	1	---
Fémur	---	1
Frag. cráneo	---	17

Descripción e interpretación.

A pesar de la relativa abundancia, este material está en

en un pésimo estado de conservación. En esta localidad se han recolectado dos tipos de restos: elementos desarticulados, procedentes de lavado y tamizado (Universidad de Utrecht), y articulados (recolecciones propias). Algunos de estos últimos fueron disueltos en H_2O_2 , quedando totalmente desarticulados, aunque por desgracia excesivamente deteriorados. Los diversos frag-

mentos son perfectamente equivalentes entre sí, y no hay indicios que permitan intuir la presencia de más de una forma.

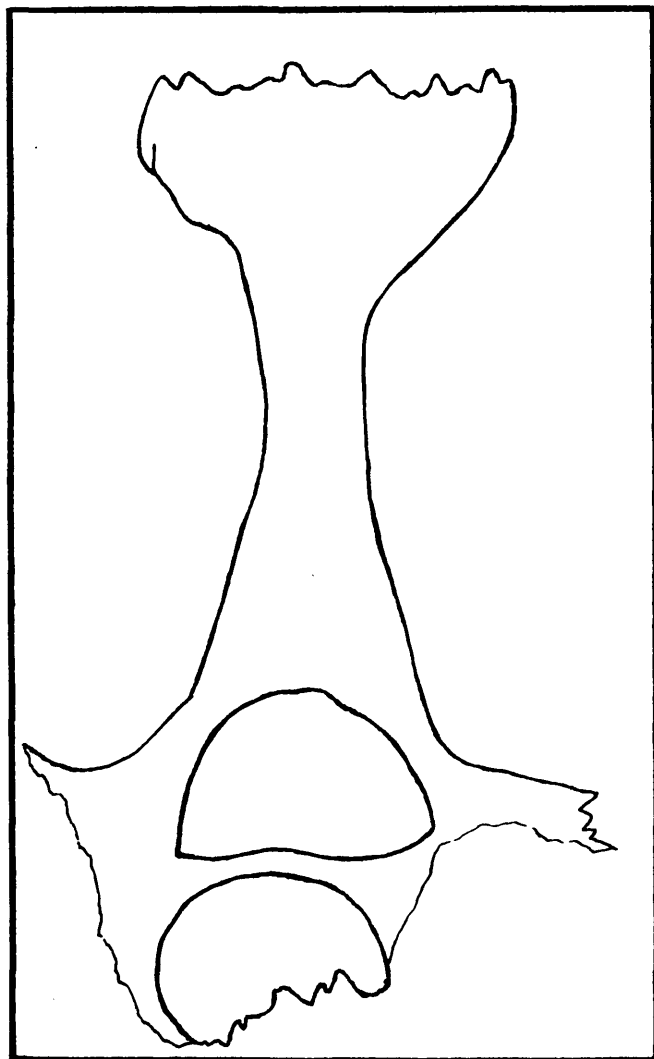


Las vértebras recolectadas están muy deterioradas, y en su mayoría tan sólo son centra, pero permiten sin embargo algunas observar la morfología inequívoca de Chelotriton paradoxus (ver sección 3-). Con excepción de dos casos, han perdido por rotura sus placas neurapofisarias, pero éstas han aparecido también sueltas. Los dibujos esquemáticos de esta página son suficientemente claros: la placa es muy ancha, y la ornamentación de tipo tubercular. Los restantes caracteres vertebrales (tipo de arco neural, láminas superiores, zigapófisis etc)

coinciden también con esta especie. Las costillas, largas, robustas, y con procesos tuberculares muy potentes, concuerdan igualmente con las que generalmente aparecen asociadas a las vértebras del tipo Chelotriton. El dentario y fémur están excesivamente deteriorados como para permitir su comparación. Nos parece pues muy clara la atribución de estos elementos desarticulados a la especie Chelotriton paradoxus.

El yacimiento de Rubielos de Mora II es único por presentar además restos articulados. Desafortunadamente, los ejemplares que poseemos están excesivamente deteriorados como para permitir un estudio exhaustivo fructífero, y no hemos tenido

acceso al estudio de otros restos de la localidad (Inst. Provincial de Paleontología, Sabadell). Algunas precisiones, combinando diversos ejemplares, son sin embargo posibles. Esta forma, de talla grande, presenta un cráneo corto y ancho, con maxilares dentados y muy largos, probable presencia de dos premaxilares, y con un arco fronto-escamoso osificado y grande. La presencia de una extensa ornamentación craneal de tipo tu-



bercular, muy similar a la vertebral, puede probarse inequívocamente, tanto en los restos aún articulados, como en los fragmentos procedentes del ataque con H_2O_2 . El tamaño de estos restos y las características craneales visibles son perfectamente compatibles con las presentes en las formas fósiles atribuidas al género actual Tylototriton, pero claramente diferenciales con respecto a los restantes salamándridos actuales.

El esqueleto postcranial indica asimismo la misma atribución. Las vértebras, robustas, portaban una potente placa neurapofisaria, una de cuyas secciones se representa en esta página, procedente de una laja así cortada. Las costillas son muy fuertes y largas, y sus procesos tuberculares están presentes en toda la columna.

Dentro del género Tylototriton, la mayor similitud recae en T. primigenius (NOBLE, 1928), cuyo estudio directo nos ha sido posible, y con el que coincide en todas las características apreciables. Con respecto a T. weigelti (HERRE, 1935a), el

tamaño de la forma española parece ser algo mayor, y la ornamentación craneal más densa y extensa. Ambos caracteres lo diferencian también de T. kosswigi (HERRE, 1949), caso que se acepte su validez (ver sección 3-), y de los actuales T. verrucosus y T. andersoni **. Aunque no hemos podido estudiar directamente los esqueletos de las restantes especies actuales, haremos notar que su tamaño es asimismo menor (THORN, 1968).

Es necesario resaltar que con los datos de que se dispone no es posible probar inequívocamente, aunque si nos parece probable, que esta forma fósil articulada sea coespecífica con Tylototriton primigenius.

Obviamente es obligado ahora realizar la comparación entre los restos articulados y desarticulados de este yacimiento. Por los caracteres comparables (vértebras con placa neuropofisaria ancha, costillas robustas con procesos tuberculares y ornamentación craneal tubercular), ambas series de fósiles son totalmente coincidentes. Esto nos lleva a concluir que:

1- Estamos ante el primer resto conocido de Chelotriton paradoxus que aparece en articulación.

2- El género Chelotriton es muy cercano, probablemente idéntico, al viviente Tylototriton.

Como hemos indicado, no es posible de momento probar sin duda el segundo punto en su componente de identidad, aunque esperamos poder desarrollar en el futuro esta línea de trabajo. Si la sugerencia se confirma, tendría una repercusión taxonómica obvia, pues por la regla de prioridad, Chelotriton Pomel, 1853, debería sustituir a Tylototriton Anderson, 1871. Esta situación, en la que la ciencia ha llegado a conocer con anterioridad a un género viviente en estado fósil, no es nueva, y podemos recordar al respecto el conocido caso de la salamandra gigante (Andrias).

** Sobre Epypolisemia y Heliarchon, véase el yacimiento siguiente.

5.4- Ribesalbes (Castellón).

Edad: Ageniense (MN 1 ó 2)

Material: Colecciones y número de individuos(*) con arreglo a la tabla siguiente:

	Forma I	Forma II	Forma III
Inst. Geológico y Minero	1	1	---
Sixto Fernández López (SF)	5	4	1
Mus. Nac. Ciencias Naturales	---	1	---
Mus. Hist. Natural Onda	1	---	---
Autor	3	1	---

Otros restos muy fragmentarios, que no pueden interpretarse, no están incluidos en la tabla. En el texto se indicará la sigla cuando nos refiramos a un ejemplar concreto. Si el carácter es observable en varios, no se indicarán individualmente.

Introducción.

Este yacimiento es conocido desde antiguo (siglo XVIII), y ha tenido posteriormente un cierto interés industrial. La historia de este depósito terciario ha sido descrita en detalle por SAMPELAYO y CINCÚNEGUI (1926), quienes además elaboran un compendio general de la geología de la zona. GIL COLLADO (1926) estudia los insectos fósiles del yacimiento. En cuanto a la rica macroflora, puede consultarse SAMPELAYO y CINCÚNEGUI (1926), FERNANDEZ-MARRÓN y ALVAREZ RAMIS (1967) y FERNANDEZ MARRÓN (1971), presentando además estas últimas autoras un resumen de datos paleoecológicos.

La primera referencia respecto a la existencia de anfibios

* Algunos representados por molde y contramolde.

aparece en SAMPELAYO y CINCÚNEGI (1926), quienes presentan fotografías de dos de las formas de urodelos * y de un anuro. NOBLE (1928) menciona que una de las especies representadas bien pudiera ser la larva de alguna especie de Tylototriton. HERRE (1935a) recoge la opinión de NOBLE (op. cit.), aunque indica que es de difícil comprobación con sólo el examen de la lámina publicada.

En este yacimiento aparecen dos formas bien representadas y una tercera dudosa. Todo el material es articulado. Antes de comenzar con su descripción debemos adelantar que se trata, en todos los casos en que el material está bien conservado, de animales en estado larvario. Este hecho, unido a la carencia de una adecuada colección comparativa de formas actuales de esos estadios de edad, nos impide realizar un estudio interpretativo completo, que necesariamente habremos de post-poner para el futuro. En este trabajo nos restringiremos pues a una breve descripción y discusión, con el objetivo fundamental de situar estas formas en el contexto taxonómico de los salamándridos.

FORMA I.

DESCRIPCIÓN. Lámina F 16, fig. 4 (ejemplar SF 100).

Cráneo.

El cráneo es claramente más ancho que largo, aún teniendo en cuenta las deformaciones sufridas en este tipo de fosilizaciones. En el ejemplar BS 013 la relación es de 17 X 11, en SF 100 de 21 X 13 **. El premaxilar parece ser par y relativamente pequeño. Maxilares de gran longitud, alcanzando sus

** Todas las medidas de esta sección, dado el tipo de restos, deben considerarse sólo como aproximaciones.

* Tomándolos por Lacértido y "vertebrado"

sus procesos posteriores a la región del cuadrado, y con dientes en los 2/3 proximales. Arco fronto-escamoso ancho, formado totalmente de hueso, y continuo. Dentición vomero-palatina recta (SF 100), divirgiendo hacia atrás en ángulo, y no sigmoides. Contorno posterior del cráneo redondeado, sin "esquinas paraoccipitales". Dentario muy fuerte.

No existe ningún ejemplar que esté bien conservado del lado dorsal, por lo que la existencia de ornamentación no es discernible.

Columna vertebral.

En el ejemplar SF 100 la longitud del tronco es de 36.5, y la de la cola (deteriorada distalmente) unos 66. Este mismo individuo, que servirá de base descriptiva, presenta las vértebras V_4 y V_{14} asociadas respectivamente a las cinturas escapular y pelviana. Una ligera desarticulación permite apreciar la naturaleza opistocélica de estos elementos. El plano ventral de las vértebras aparece provisto de abruptos "valles" longitudinales, cuyas paredes laterales asemejan, aunque con menor desarrollo, a las crestas que veremos en la forma II. Las neurapófisis (SF 108) son muy altas y de contorno rectangular en norma lateral. La existencia y morfología en su caso de las placas neurapofisarias no es determinable en este material.

Costillas.

Las costillas troncales son largas y puntiagudas, con extremos distales curvados, no habiéndose observado la existencia de procesos tuberculares salvo en la 3ª.

Podría argüirse con respecto a la última observación que si el proceso tubercular se dirige dorsalmente, no sería observable en estas fosilizaciones ventrales. Es posible, pero sin embargo en Heliarchon furcillatus, básicamente una fosilización ventral, aparecen claramente en todo el tronco.

En la tercera costilla se presenta en cambio un proceso tubercular muy fuerte, algo aplanado, y de casi el mismo tama

ño que la costilla s.s. Se ha podido determinar además la presencia al menos de una costilla postsacra.

Cinturas.

Estos elementos no se conservan en ningún ejemplar de forma que permita su estudio.

Miembros.

En la extremidad anterior, el húmero es bastante largo (SF 100, long. 10.5), con una crista ventralis humeri bien marcada. Radio y ulna de longitud y proporciones similares (SF 100, 4.2). El carpo no se ha conservado en ningún ejemplar, pero si los metacarpianos, alguna falange, e impresiones de partes blandas, por lo que se le debe atribuir una naturaleza cartilaginosa. Hemos comentado ya a este respecto (sección 3-) la existencia de fósiles similares, cuyo carpo y tarso asificados se han conservado (ej. "Triton opalinus"). El número de dedos es de 4, pero su fórmula falangeal no puede establecerse completa.

En la extremidad posterior, el fémur es también largo (SF 100, 10). Tanto la tibia como la fíbula, de longitud similar (SF 100, 5), son ligeramente mayores que los elementos análogos de la extremidad anterior. No hay indicios de tarso, que posiblemente fué cartilaginoso. Presenta 5 dedos, con fórmula falangeal ?-2-3-3-?.

Partes blandas.

El contorno del cuerpo es nétamente apreciable en varios especímenes, apareciendo impresiones muy claras de branquias externas.

DISCUSIÓN.

Muchos de los caracteres mencionados permiten diferenciar

estos restos de los propios del grupo I de géneros (ej. presencia de un arco fronto-escamoso, neurapófisis alta, maxilar alcanzando distalmente la región del cuadrado entre otros), así como también de los del grupo II (ej. premaxilar par, carencia de "procesos paraoccipitales", longitud del maxilar, etc), y tanto con respecto a las formas actuales como a las fósiles.

Esta serie de caracteres es en cambio coincidente con los miembros del grupo III (salvo excepciones), por lo que ha brems de examinar sus relaciones más detalladamente.

En la sección 3- se ha citado el registro fósil de este grupo de géneros, que en resumen (con las sinonimias ya establecidas aallí) consta de los siguientes taxones: Pleurodeles (desconocido inequívocamente es estado fósil), Tylototriton (fósil y viviente), Chelotriton (caso que sea diferente del anterior, ver Rubielos de Mora II), Palaeopleurodeles, "Salamandra laticeps", Epipolysemia, y Heliarchon. De los 4 últimos, sólo hemos podido revisar directamente Heliarchon, y la significación de los restantes es muy difícil de establecer (en ausencia de trabajos modernos sobre ellos) a partir de las descripciones originales.

La forma I de Ribesalbes, aún siendo una larva, difiere bastante de Pleurodeles por la mayor longitud de los maxilares, proporciones craneales y tamaño. La similitud con los res tantes, que a efectos meramente expositivos aceptaremos como taxones reales, es muy acusada, pues sus diferencias se reducen prácticamente a:

Epipolysemia: La supuesta característica del género de presentar unas ventanas supernumerarias entre frontales y pre frontales no es observable en Ribesalbes. Los restantes rasgos (MEYER, 1860b) son idénticos a los del fósil español, incluyendo columna vertebral, carencia de procesos tuberculares en las costillas (salvo la 3^a), carpo y tarso cartilaginoso, proporciones etc..

Heliarchon: H. furcillatus se diferencia del fósil bajo discusión por sus procesos tuberculares en todas las costillas troncales, proporciones más alargadas y contorno craneal ovoide no más ancho que largo.

"Salamandra laticeps": A juzgar por la figura de MEYER (1860b) presenta carpo y tarso osificados y procesos tuberculares en toda la serie troncal.

Palaeopleurodeles: Por la descripción y figuras de HERRE (1941), no encontramos ningún carácter en que se diferencie de Epipolysemia ni de la forma de Ribesalbes, no siendo observable (en contra de HERRE, op. cit.) por desarticulación parcial la presencia de esa supuesta ventana supernumeraria. Con todo, si la figura de una vértebra caudo-sacral (HERRE, op. cit) responde a la morfología real (no fragmentación), su neuropófisis sería menos alta que en la forma española.

Tylototriton: En las especies observables, con un número mayor de vértebras (el sacro suele estar en la V_{16} o V_{17}), con procesos tuberculares en las costillas (de la 2ª a la 6ª). La forma de Ribesalbes, siendo un individuo pre-metamórfico, es mucho mayor que la forma fósil T. kosswigi (caso que se acepte su validez), interpretado como adulto (HERRE, 1949), y que tiene el carpo y tarso osificados. Las formas adultas actuales del género tienen una talla similar al de estos juveniles fósiles. Por tamaño, coincidirían con T. primigenius (NOBLE, 1928) y en menor medida con T. weigelti (HERRE, 1935 a), que presentan sin embargo fuertes procesos tuberculares en las costillas, al igual que las formas actuales.

De las diferencias mencionadas, las más comunes son la presencia de un carpo y tarso osificados, y la ausencia de procesos tuberculares en las costillas. Debemos por ello analizar su valor taxonómico.

Las apófisis o "procesos tuberculares", cuya denominación fué reivindicada por HERRE (1935 a) y es equivalente a los pro-

cessus uncinati" de otros autores (ej. NOBLE, 1928; VAN FRANK, 1955), parecen estar casi exclusivamente restringidos en su aparición (entre los urodelos) a la familia Salamandridae. NOBLE (1928) consideraba que al menos bien desarrollados constituían un caracter circunscrito a Tylototriton. Observaciones posteriores sin embargo (ej. HERRE, 1935 a, 1941, 1949) demostraron su presencia en otras formas, que cubren taxones de los tres grupos genéricos de la familia (lámina 11. y 11.), según hemos podido constatar personalmente. Su variación intraspecífica, aunque no estudiada aún in extenso, parece ser también grande, pues se han reportado variaciones que afectan hasta al lado derecho e izquierdo de una misma columna (ej. VAN FRANK, 1955).

Con todo, la estructura de Epipolysemia y el fósil de Ribesalbes, caso que la observación sobre su ausencia responda a la realidad y no sea debida a que los ejemplares han fosilizado ventralmente, al poseer una 3ª costilla auténticamente bifida (como algunos Tylototriton) pero ningún proceso en las siguientes, no tendría parangón actual.

La existencia de un carpo y tarso cartilaginoso, constante en la muestra fósil de Ribesalbes, parece ser debida simplemente al estadio ontogenético. Una anatomía comparada del ritmo de osificación de estos elementos en la familia está por realizarse, pues sólo se conoce en algunos de sus miembros, aunque como menciona HERRE (1935a) parece estar sujeto a gran variación. Lo mismo cabe decir acerca de los "valles" centrales de los centra vertebrales.

Tanto NOBLE (1928) como HERRE (1935a y otros), consideran que algunas formas fósiles no pueden considerarse individuos inmaduros debido a la gran osificación de las costillas y a su longitud. El material de Ribesalbes, por sus partes blandas preservadas, contradice abiertamente esta suposición. Cabe en lo posible pensar que las formas en cuestión, y entre ellas el fósil de Ribesalbes, fueran en realidad neoténicas y/o paedomórficas, pero esta suposición no tendría paralelo entre las

LÁMINA 11.6-

Figuras 1 a 10- Diversas costillas de un mismo individuo de Salamandra salamandra, de talla gigantesca, procedente de Israel (ver ESTES y HOFFSTETTER, 1976) para una descripción de este espécimen.

Figura 11- Fémur de la misma forma.

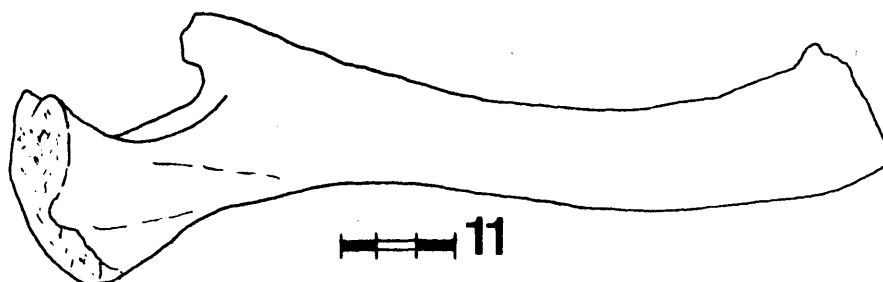
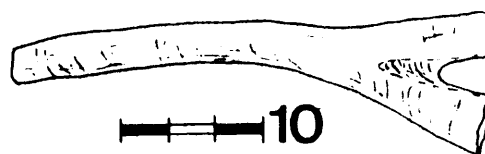
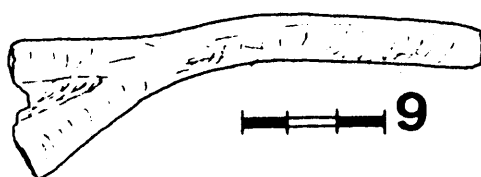
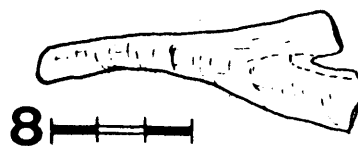
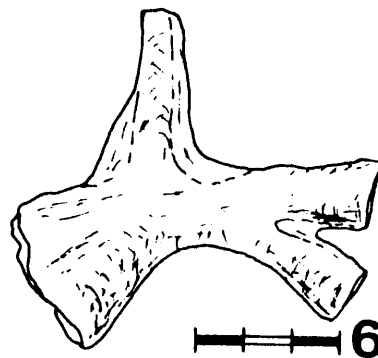
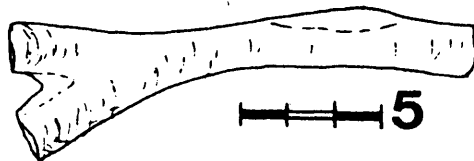
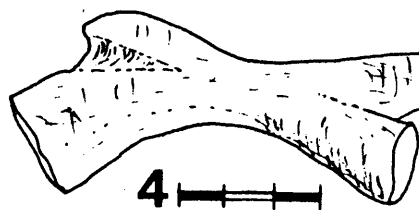
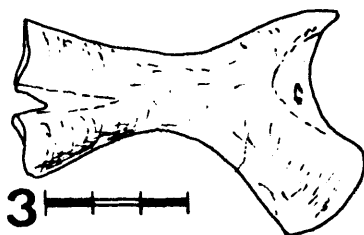
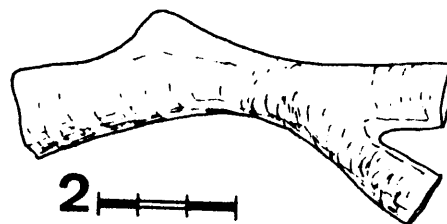
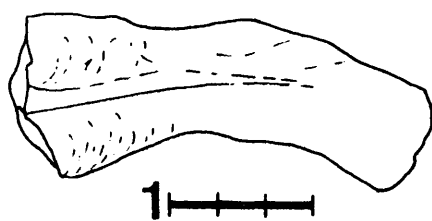
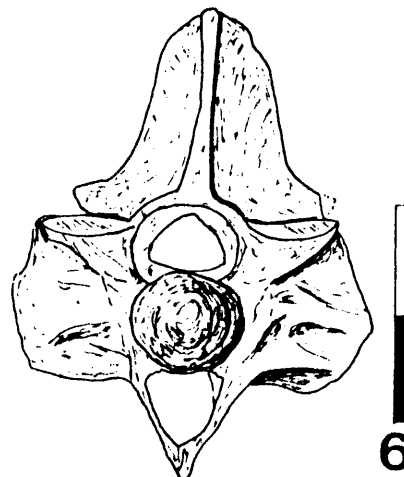
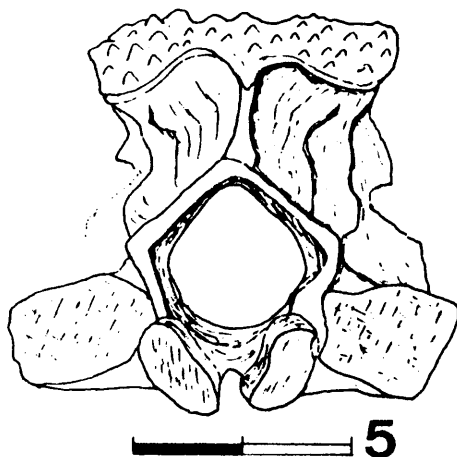
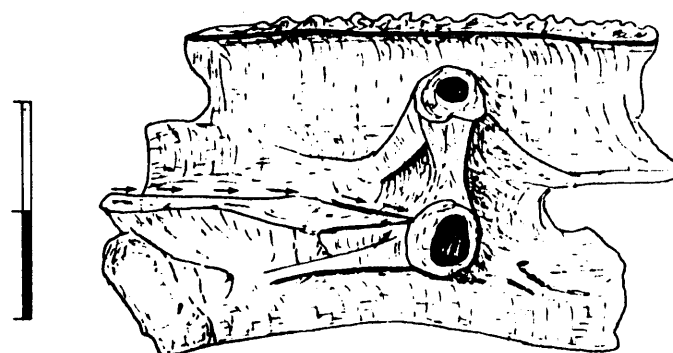
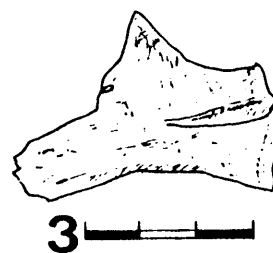
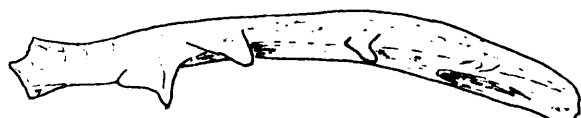
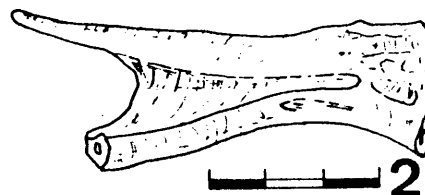
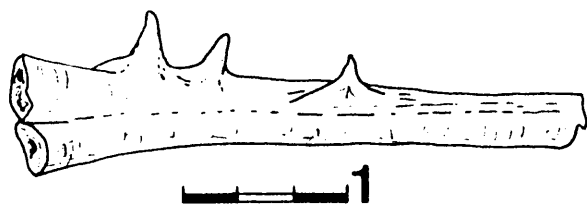
LÁMINA 11.6-

LÁMINA 11.7.-

- 1, 2 y 3- Cf. Chelotriton. Costillas con procesos tuberculares. Weissenau.
- 4- Megalotriton filholi. Costilla. Escamps.
- 5- Chelotriton paradoxus. Atlas. Norma anterior. Wintershof-West.
- 6- Cf. Chelotriton. Vértebra caudal. Norma anterior. Erkershofen.
- 7- "Tischleriella buddenbrocki". Paratipo. Vértebra troncal, norma lateral. Wintershof-West.

LÁMINA 11.7.-

formas actuales de su grupo de géneros, de tendencia evolutiva hacia una mayor terrestrialidad, y donde por otra parte existen animales cuyo tamaño de adultos es perfectamente compatible con el de estos juveniles (ej. Tylototriton primigenius, Chelotriton paradoxus de Rubielos de Mora).

CONCLUSIONES.

De la discusión anterior cabe concluir:

a- La forma I de Ribesalbes debe interpretarse como un salamándrido del grupo III de géneros (ver sección 3- y 2-).

b- Estos restos pertenecen con gran probabilidad a individuos inmaduros que no han sufrido metamorfosis.

c- La interpretación como adultos de algunos taxones nominales (Epipolysemia, Heliarchon, Palaeopleurodeles) por autores anteriores, con base en el "grado de osificación" (especialmente de las costillas), no está en absoluto justificada.

d- No existe carácter inequívoco alguno que, por las descripciones originales y revisiones posteriores, permita diferenciar Palaeopleurodeles hauffi (HERRE, 1941) de Epipolysemia ogygia (ver MEYER, 1860b) ni de la forma de Ribesalbes. Estos taxones, basados en individuos juveniles, sólo se diferencian de Heliarchon furcillatus (MEYER, 1863), probablemente asimismo un juvenil, por la carencia de procesos tuberculares en las costillas (salvo la 3ª), y las proporciones generales y craneales. Este grupo de taxones nominales no puede demostrarse que responda en realidad a más de 2 especies reales.

e- La correspondencia del grupo anterior con los taxones basados en adultos Chelotriton y Tylototriton (incluyendo con NOBLE, 1928, a "Salamandra laticeps"), caso que sean diferentes, no está aclarada. Sus diferencias se reducen frente a Heliarchon a una proporción craneal más ancha, y frente a Epi-

polysemia y Palaeopleurodeles al mencionado carácter de los procesos tuberculares.

f- Con la excepción de MEYER, ningún autor posterior de nuevos taxones fósiles de este grupo III ha probado que sus formas eran nuevas para la ciencia.

g- Parece pues probable, con los datos de que se dispone, que a nivel genérico existieran en el Neógeno y Cuaternario de Europa los siguientes elementos de este grupo genérico III:

1- Chelotriton y Tylototriton *, caso que sean distintos (ver sección 3- y yacimiento de Rubielos de Mora II).

2- El actual Pleurodeles (ver posteriormente).

3- Epipolysemia, Palaeopleurodeles y la forma I de Ribesalbes. Si el carácter de los procesos tuberculares (ausencia) no es real, estas formas inmaduras no se distinguirían por ningún carácter consistente de las formas indicadas en 1-, en especial (por la talla) de Chelotriton paradoxus y Tylototriton primigenius (si son de verdad diferentes). Caso que esta ausencia de procesos tuberculares sea real, es más que dudoso que pudiera servir en solitario como base de una distinción genérica.

4- Heliarchon furcillatus, válido si se interpreta como adulto. Si es una fase inmadura, es compatible tanto con los miembros de los grupos 1- como 2-.

h- Estas suposiciones se basan en los datos observables, por lo que hay que recordar que éstos son pocos, y que quizás por tanto, de conocerse completamente la anatomía de estas formas, el número de taxones fuera efectivamente mayor. Nos pare-

* Incluyendo a "Salamandra laticeps".

ce sin embargo que la taxonomía zoológica no debe basarse en suposiciones de dudosa validez, sino únicamente en datos anatómicos comprobables.

i- Por todo lo anterior, clasificamos a la forma I de Ribesalbes como Epipolysemia ogygia (Goldfuss, 1831), que es la denominación con mayor antigüedad ** entre las formas descritas que presentan una morfología idéntica a la de estos fósiles españoles, aunque haciendo constar que quizás sea coespecífica con alguna otra de las formas anteriormente mencionadas.

FORMA II.

El estado de conservación de estos fósiles es bastante deficiente a excepción del ejemplar BS 07, por lo que usaremos fundamentalmente este último en la descripción (lám. F 16, fig 5).

DESCRIPCIÓN.

Lám. F 16, fig. 1, 2 y 5.

Cráneo.

Claramente más largo que ancho. Algunas medidas que pueden tomarse al respecto son:

	Long	Anch.
BS 07	20	15
IGM 52	19	13
SF 109	19	--

** El género se debe a MEYER (1860b).

La forma del cráneo es alargada. El premaxilar parece par, si la línea longitudinal observable en el ejemplar SF 109 es, como parece, una auténtica sutura. Maxilar largo, llegando probablemente hasta cerca del cuadrado, aunque su final distal no es observable claramente en ningún ejemplar. Dentario fuertemente asificado y dentado. El plano ventral de BS 07 queda parcialmente cubierto por varios fragmentos atribuibles al aparato hioideo (¿ceratohial?). Como en la forma I, y salvo en un caso mal conservado, todas las fosilizaciones son básicamente ventrales, no siendo discernible la existencia de arco fronto-escamoso, ni de otros caracteres del techo craneal.

Columna vertebral.

La longitud del tronco en BS 07 es de 52, al igual que en IGM 52. Las vértebras son opistocélicas, la 3 y 14 del tronco están en relación con las cinturas escapular y pelviana respectivamente, y son de tamaño muy ligeramante superior a las vecinas. La longitud de los centra de las vértebras troncales es del orden de 4 mm (BS 07), y portan fuertes procesos transversos para la doble articulación de la costilla. Las dos primeras vértebras caudo-sacrales llevan pequeñas costillas. El número de vértebras caudales no puede establecerse, dado el estado de conservación de estos fósiles, aunque hay más de 30 en todos los ejemplares examinados.

Un rasgo peculiar llama la atención en las vértebras del tronco: en el plano ventral de los centra aparecen dos crestas paralelas al plano sagital en toda su longitud. Estas "pseudobasiapófisis" se marcan en todas las vértebras, estando ligeramente menos acusadas en las del tronco posterior. Cabe dudar como veremos que estas estructuras sean homólogas de las verdaderas basiapófisis, tal como aparecen en otras familias, por lo que es preferible denominarlas simplemente pseudobasiapófisis.

Costillas.

Largas, puntiagudas, y ligeramente curvadas distalmente.

La tercera, muy desarrollada, es "bífida" debido a la presencia de una apófisis tubercular grande. Las restantes carecen de estos tubérculos, situación idéntica a la de la forma I, y para la que se pueden aplicar los comentarios ya allí expresados.

Miembros.

El húmero, de longitud 9.5 (BS 07) posee una crista ventralis humeri" de 3.5 mm de anchura. Radio y ulna de longitud similar (unos 6 mm en BS 07); el radio con su extremo distal algo expandido, y visto ventralmente de aspecto triangular, en situación complementaria a la de la ulna. No han fosilizado los elementos del carpo, a los que atribuimos una naturaleza cartilaginosa, cuestión en la que también es válida la discusión sostenida con respecto a la forma I de esta localidad. Presencia de 4 dedos, con fórmula falangeal 2-2-3-2.

El fémur es de longitud idéntica a la del húmer (BS 07). La tibia y la fíbula poseen una longitud de 5.5 en ese mismo ejemplar. Tarso presumiblemente cartilaginoso. 5 metatarsianos y fórmula falangeal 2-2-3-3-2, determinada por la presencia de huesos con la excepción del dedo I, del que sólo hay impresiones.

Partes blandas.

Estos fósiles muestran, debido a la finura del grano de sedimento, algunas impresiones de partes blandas que resaltan por su coloración diferencial. Entre ellas cabe destacar a las impresiones de al menos tres pares de branquias externas, en ocasiones de gran longitud (SF 109).

DISCUSIÓN.

La presencia de premaxilares no fusionados es indudablemente un carácter primitivo que permite diferenciar esta forma de los miembros del grupo II de géneros (ver sección 2-),

pero que comparte en cambio con los grupos I y III.

Un maxilar alargado, que alcance o quede cerca de la región del cuadrado, aparece con el máximo desarrollo en Tylo-totriton, menos marcado en Pleurodeles, y aún menos en Salamandrina y Taricha (WAKE y OZETI, 1969). Los cráneos proporcionalmente más anchos de los miembros actuales y fósiles del grupo III (incluida la forma I de este yacimiento y excluido Heliarchon), son nétamente diferentes de los de esta especie. Por la fórmula falangeal primitiva se asemeja en cambio a los miembros del grupo III, pero no a los del I.

Como puede observarse por estos y otros caracteres, la asignación de esta forma pre-metamórfica a alguno de los grupos genéricoa actuales no es ni mucho menos clara, y de hecho no hubiera podido efectuarse de no haberse encontrado un nuevo dato revelador, como veremos más adelante. Es preciso antes discutir siquiera brevemente el problema de las pseudobasiapófisis que presentan estos fósiles.

Estas dobles crestas longitudinales en el lado ventral de los centra vertebrales troncales (basapophyses en WAKE, 1963; ESTES, 1964 etc; Hypapophysen en HERRE y LUNAU, 1950) son sumamente raras dentro del Orden, y hasta hace relativamente poco sólo eran conocidas en algunos Plethodontidae y Ambystomidae (ESTES, 1965; WAKE, 1966; SOLER, 1950; TIHEN, 1955). Con respecto a los salamándridos se había publicado incluso su inexistencia (AUFFENBERG, 1961; ESTES, 1964), aunque con posterioridad ESTES (en ESTES et alii, 1967) menciona haber encontrado rudimentos de esta estructura en Salamandra salamandra; ESTES (1969) afirma que pueden ocurrir en todas las familias a excepción de Cryptobranchidae y Proteidae.

Basiapófisis no han sido descritas en ningún fósil atribuido a la familia Salamandridae hasta ESTES et alii (1967), quienes describen vértebras aisladas del Paleoceno superior de Cernay (Francia), atribuyéndolas al género Koalliella, conocido sólo con anterioridad en el Paleoceno superior de Walbeck (HERRE, 1950a). Aunque HERRE (op. cit.) no menciona esta es-

estructura, según ESTES et alii (1967) parece estar presente en el dibujo original. Este dibujo (HERRE, op. cit.) es ciertamente borroso, y no nos parece muy claro que la existencia de basiapófisis pueda deducirse allí, pero en cualquier caso la pieza de Cernay las presenta de forma inequívoca. Este género es el único, actual o fósil, que presenta estas crestas entre los salamándridos, si hacemos excepción de las anomalías.

Sin embargo, nos parece que las crestas (que no parecen estar rotas) de la forma II de Ribesalbes no pueden considerarse homólogas de las basiapófisis, pues éstas se disponen en los sectores anteriores o posteriores del centrum, son generalmente más altas y prominentes, mientras que por el contrario las estructuras de Ribesalbes son de menor tamaño y recorren toda la longitud del centrum a excepción de sus dos extremos. Más bien parecen estructuras larvarias, equivalentes por tanto a los "valles" de la forma I de la localidad, y que probablemente desaparecieran al completarse el desarrollo. La carencia de una colección de comparación de individuos de estas edades nos impide realizar la confrontación de juveniles-adultos a este respecto.

En la lámina F 12, fig. 5, y procedente de Escamps o Mouillac (Oligoceno inferior o medio; Museo de Munich, BSPHG 1879-XV-278), hemos representado un segmento de columna con esa misma estructura pseudobasiapofisaria. La vértebra central, completa, lleva parcialmente fusionados los extremos posterior y anterior de las vértebras vecinas, y probablemente por esa circunstancia (al presentar una mayor solidez) se ha conservado hasta nosotros. Aunque deteriorada en parte en el sector dorsal, coincide en todo con Megalotriton filholi (ver sección 3-) aunque es como cabría esperar de talla menor.

Estas vértebras coinciden por otra parte de forma total en morfología ventral (única observable) con la forma de Ribesalbes, y es precisamente esa pieza francesa la que nos proporciona el eslabón imprescindible para atribuir estos fósiles españoles a Megalotriton filholi.

Si la doble atribución no es equívoca, nos encontramos ante el primer resto conocido de este género en articulación. Esto nos sirve de forma obvia para contrastar su validez como taxón frente a los restantes miembros del grupo genérico I, y en especial frente a Salamandra, pues con anterioridad esta validez sólo estaba basada en caracteres vertebrales (ver sección 3-). Los nuevos restos de Ribesalbes, en adición a los ya comentados en vértebras aisladas, confirman el argumento de talla (muy grande), e indican además que Megalotriton poseía una fórmula falangeal sin reducción (al contrario que Salamandra, Mertensiella, Chioglossa y especialmente Salamandrina; WAKE y OZETI, 1969), y un maxilar más largo que Salamandra, Mertensiella o Chioglossa, además de una 3ª costilla bífida más desarrollada ** que los dos últimos, así como una mayor osificación del aparato hioideo.

Megalotriton nos parece pues un género válido, cuya mayor similitud es con Salamandra, pero que presenta una mayor talla y diversos caracteres con estadios primitivos frente a los derivados del género actual. Por estos últimos, Megalotriton es el más cercano de entre todos los miembros del grupo genérico I a los géneros más primitivos de la familia (grupo III).

CONCLUSIONES.

En resumen, nos parece probable que:

a- La forma II de Ribesalbes está constituida por individuos inmaduros (edades anteriores a la metamorfosis) de Megalotriton filholi Zittel, 1890.

b- Hasta el momento, Megalotriton era sólo conocido mediante elementos aislados, por lo que la forma de Ribesalbes es la primera en que aparece en articulación.

** Costillas aisladas, cuya asociación por talla en los yacimientos parece indicar sólo Megalotriton, presentan también esta estructura en ocasiones (lámina 11.7, fig 4).

c- Aunque los restos de Megalotriton de Ribesalbes son de individuos inmaduros, presentan caracteres que por extrapolación con la fauna viviente hay que suponer constantes a través de la metamorfosis (fórmula falangeal, longitud maxilar, osificación ceratohial), y que están en estadios primitivos (plesiomórficos) con respecto a los restantes géneros del grupo I, donde se presentan con estadios apomórficos.

d- Los caracteres del punto anterior (y otros de la discusión), en unión a la morfología vertebral aislada (sección 3-), permiten revalidar la validez genérica de Megalotriton, cuyo representante actual más cercano es el género Salamandra.

e- Los mismos caracteres mencionados, al estar en estadios plesiomórficos, acercan Megalotriton a la morfología propia de los géneros del grupo III en mayor medida que cualquier otro género del grupo I, aunque ciertamente no puede considerarse ni mucho menos como "intermedio".

FORMA III.

Un único ejemplar (SF 107) no parece claro que pueda ser atribuido a ninguna de las formas anteriores, pudiendo quizás representar una tercera especie.

Se trata de una fosilización lateral, bien conservada a excepción de la región más anterior del tronco, cabeza, zona cloacal y extremidad posterior caudal, que no se han preservado. De tamaño algo menor que las otras formas, 34 mm de tronco aproximadamente (estimación). Sus vértebras muestran una neurapófisis moderadamente alta y sin placas óseas dorsales, estando provistas de costillas bicipitales más cortas que en las formas I y II, y sin procesos tuberculares. Carpo y tarso son cartilagosos.

Sus partes blandas, extraordinariamente bien conservadas, muestran caudalmente la presencia de dos crestas muy finas, de

coloración diferencial incluso con respecto al contorno del cuerpo, en situación dorsal y ventral. La primera parece continuarse por el dorso, aunque de forma muy rebajada.

Estas características, y en especial la presencia de costillas cortas, indican que es probable que se trate de un miembro del grupo II de géneros, similar por ejemplo en lo observable a Triturus marmoratus. Restos más numerosos y completos son sin embargo necesarios para poder interpretar esta forma con confianza.

VARIOS.

Dos restos de urodelos en fases larvarias muy inmaduras, en la colección de SIXTO FERNÁNDEZ, no pueden ser atribuidos a ninguna de las formas descritas, no presentando tampoco rasgo alguno que permita intuir la existencia de una cuarta forma.

5.5- Las Planas IV A (Zaragoza).

Edad: MN 5.

Material: Colección Universidad Estatal de Utrecht.

Vértebra (1).

Interpretación.

Esta vértebra es muy similar, hasta en el tipo de fractura, a la ya descrita en el yacimiento de Navarrete del Rio, por lo que es aplicable aquí el mismo comentario, debiéndose la considerar únicamente como Cf. Chelotriton.

5.6- Escobosa de Calatañazor (Soria).

Edad: MN 7 u 8.

Material: Colección Inst. "Lucas Mallada" (CSIC).

Vértebras: Frag. vértebras. Escobosa 0: (1).

Escobosa I: (7).

Descripción e interpretación. Lámina F 6, fig. 39,46 y 47

En adición a los tres ejemplares representados fotográficamente (Lám. F 6), se ofrece el dibujo esquemático de un cuarto en la lámina 11.1, fig.7 a 9. Aunque su estado de conservación es deficiente, la morfología observable coincide plenamente con la propia del género Triturus. Dentro de este género, la forma de Escobosa es indistinguible (neurapófisis, láminas ventrales) de la del viviente Triturus marmoratus, según hemos ya descrito anteriormente (sección 2-). Dado el estado de conservación del material, la atribución no puede efectuarse de manera inequívoca, por lo que clasificamos los restos sólo como T Triturus cf. marmoratus.

5.7- Rambla de Valdecebro III (Teruel).

Edad: MN 13.

Material: Colección Universidad Estatal de Utrecht.
Vértebras (4).

Descripción e interpretación. Lámina F 9, fig. 11.

Estas robustas vértebras troncales (muy parecidas entre sí), aunque bastante deterioradas individualmente, permiten reconocer sin embargo bastantes aspectos de su morfología. El cóndilo es grande, sin muesca de separación con respecto al resto, y no totalmente esférico. Las zigapófisis no son alargadas sino redondeadas. Las neurapófisis, aunque dorsalmente rotas en toda la muestra, han conservado suficiente extensión como para poder excluir la pertenencia de estos elementos a miembro alguno del grupo I, y a juzgar por su poco grosor relativo, probablemente no soportaron placa neurapofisaria. Láminas superiores de moderada extensión, la prezigapofisaria-procesos transversos contacta con el proceso transverso dorsal, y no con el ventral o con la lámina de unión entre ambos. Ventanas ventrales muy pequeñas. Arco neural abombado.

El tipo de neurapófisis y de arco neural, entre otros,

permiten diferenciar este material de cualquier especie del grupo I de géneros. La robustez, forma de las zigapófisis y del centrum y láminas ventrales, indican asimismo que las piezas no son morfológicamente compatibles con los miembros del grupo II.

Dentro del grupo III, sus caracteres son coincidentes en todo con el viviente Pleurodeles, pero no con Tylototriton o Chelotriton, puesto que estos últimos (de forma constante) presentan una lámina prezigapofisaria-procesos transversos que termina en el proceso transversal ventral o en la lámina de unión entre ambos, pero no en el dorsal. Esta atribución genérica, dado el estado de conservación de los restos, no es sin embargo inequívoca, por lo que debe considerarse sólo como Cf. Pleurodeles, y obviamente no resulta posible tampoco precisar la especie.

5.8- Libros (Teruel).

Edad: Mioceno terminal (probablemente turolense).

Material: Colección Museo Nacional de Ciencias Naturales.

Lajas: 6.

Colección Universidad Claude Bernard (Lyon).

Laja: 1.

El material al que hemos tenido acceso (lám. F 13, fig 8) está compuesto en su totalidad por formas muy jóvenes, claramente larvarias, que es de suponer pertenezcan a Oligosemia spinosa, especie descrita en este yacimiento.

Oligosemia spinosa fué descrita muy sucintamente por NAVÁS (1922 a), pero su conocimiento se debe fundamentalmente a HERRE (1935 b), quien contó aparentemente con 4 ejemplares razonablemente bien conservados. No hemos podido estudiar ni el material de Navás ni el de Herre, y por los restos conservados a los que hemos tenido acceso sólo podemos establecer que esta forma pertenece muy probablemente al grupo genérico II.

Esta misma conclusión obtiene HERRE (1935 a), quien además

afirma que la mayor similitud de Oligosemia corresponde al género Notophthalmus, actualmente viviente en Norteamérica. No nos es posible, por carencia de datos, opinar sobre esta sorprendente teoría.

En un trabajo posterior, HERRE (1949) establece dos nuevas especies atribuidas a este género: Oligosemia gerhardti y O. ankeli, ambas del lignito miocénico de Orsberg (Alemania), reiterándose en su opinión de considerar a Oligosemia como cercano a Notophthalmus. Tampoco hemos podido estudiar este material, por lo que no podemos definirnos con respecto a su significado.

Por desgracia, y en ausencia del material mínimo indispensable, no ha podido realizarse el estudio crítico de esta forma española, que es de esperar sea posible en el futuro.

5.9- El Arquillo II (Teruel).

Edad: Rusciniense, MN 14 ó 15.

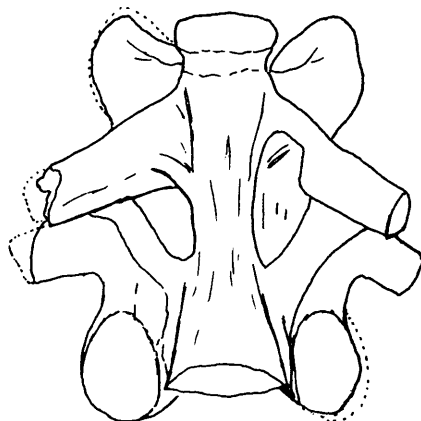
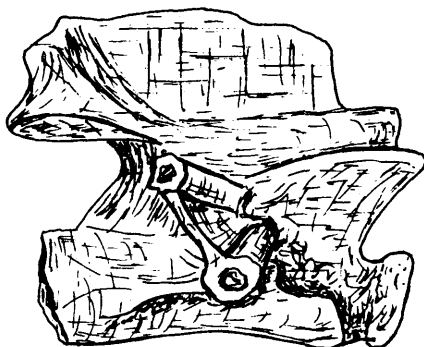
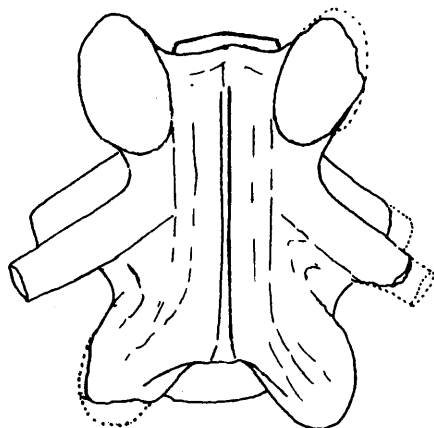
Material: Colección R. ADROVER. Vérttebras (4).

Descripción e interpretación. Lámina 11.8, fig. 1 a 3.

Vérttebras troncales de tamaño muy pequeño, claramente atribuibles al género Triturus, y a su grupo morfológico vertebral de T. vulgaris (ver sección 2-), diferenciándose bien de T. marmoratus, T. cristatus y T. alpestris. La discriminación específica dentro de este conjunto no es posible por falta de criterios sólidos de distinción entre las formas vivientes. El relativo grosor de la neurapófisis indicaría sin embargo más T. boscai que T. vulgaris, pero sin embargo estas vértebras no son tan alargadas como en el endemismo ibérico.

LÁMINA 11.8-

Figuras 1 a 3: Grupo vértebral de Triturus vulga-
ris. Vértebra troncal. El Arquillo
II (Teruel). Normas dorsal, late-
ral y ventral.

LÁMINA 11.8.-

5.10- Sarrión-Cerro de los Espejos (Teruel).

Edad: MN 15.

Material: Colección R. ADROVER.

Vértèbras (2).

Descripción e interpretación. Lámina F 9, fig. 12 a 14.

Las dos vértebras conservadas, aunque algo deterioradas, parecen corresponder a dos especies muy diferentes.

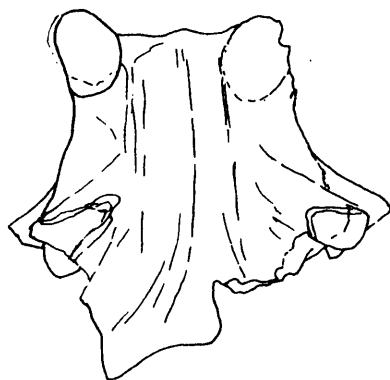
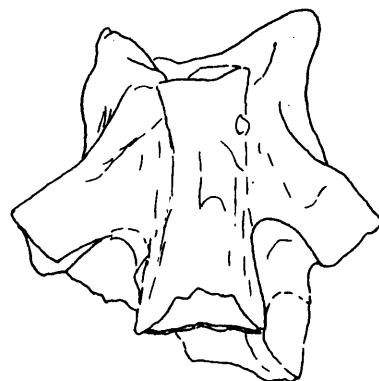

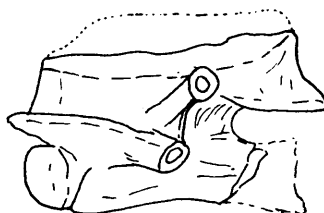
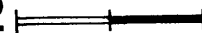
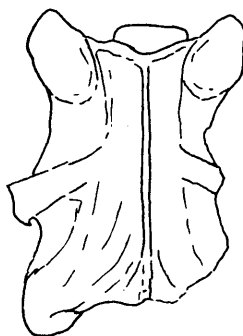
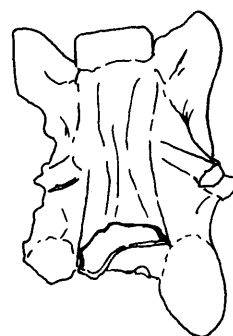
La de menor tamaño (Lám. F 9, fig. 12 a 14; Lám. 11.9, fig. 3 a 5) es hasta donde puede observarse coincidente con Triturus marmoratus, del mismo tipo morfológico que la especie actual, ya conocida en el Mioceno medio de La Grive (ESTES y HOFFS TETTER, 1976) y muy probablemente de Escobosa de Calatañazor. Dado su estado de conservación, debe considerarse sólo como Triturus cf. marmoratus.

El segundo resto (Lám. 11.9, fig. 1 y 2), notablemente más robusto, es coincidente con el grupo III de géneros actuales, y dentro del mismo con Pleurodeles, por presentar la lámina superior anterior dispuesta entre prezigapófisis y el proceso transversal dorsal, a diferencia con Chelotriton y Tylototriton. Este resto es pues equivalente al ya descrito en Rambla de Valdecebro III, y como él, sólo es considerado como Cf. Pleurodeles.

LÁMINA 11.9-

Figuras 1 y 2- Cf. Pleurodeles. Vértebra troncal.
Normas dorsal y ventral. Sarrión-
Cerro de los Espejos (Teruel).

Figuras 3,4 y 5- Triturus cf. marmoratus. Vértebra
troncal. Normas dorsal, lateral y
ventral. Sarrión-Cerro de los Es-
pejos (Teruel).

LÁMINA 11.9.-**1** **2** **4** **3** **5** 

5.11- Cueva de las Hienas (Asturias).

Edad: Pleistoceno superior, anterior al Würm III.

Material: Colección Inst. "Lucas Mallada" (CSIC) con arreglo al siguiente cuadro (vértebras):

Sector y nivel.	<u>Salaman- dra sala mandra.</u>	<u>Triturus marmora- tus.</u>	Cf. <u>Eu- proctus.</u>	<u>Triturus</u> sp.
A sup	4	1	---	1
A inf	9	---	1	---
B sup	22	11	---	---
B inf	34	13	2	1

Se conservan asimismo numerosos fragmentos vertebrales, cinturas, miembros y costillas, atribuibles a estas formas, y en su mayoría a Salamandra salamandra.

Descripción e interpretación. Lámina F 11.

Salamandra salamandra.

Los numerosos restos conservados permiten una atribución clara del material, cuya morfología es totalmente coincidente con las formas actuales de esta especie, tal como ha sido ya descrita en la sección 2-. Con respecto a su diferenciación de Salamandra atra véase ESTES y HOFFSTETTER (1976) y la sección 2-, así como la sección 3- para su distinción con las especies neógenas.

Triturus marmoratus.

Al igual que en el caso anterior, coincide plenamente con

la especie actual, que a su vez presenta una morfología claramente distinta de las restantes especies del género (secciones 2- y 3-). En la lámina 11.10 se contrasta una vértebra de este yacimiento con una actual; los aspectos en que se diferencian esos dos elementos concretos son atribuibles al rango dentro de la columna (orientación relativa de ambos procesos transversos, contorno neurapófisis) o a simple variabilidad (láminas y ventanas ventrales), habiéndose examinado al respecto más de 100 vértebras actuales de esta especie.

Triturus sp. Lámina 11.11, fig. 4 a 6.

El mayor desarrollo de las láminas inferiores, y en especial la gran anchura del arco neural, que separa ampliamente ambas prezigapófisis, permite diferenciar esta única vértebra (fragmentada) de las propias de Triturus marmoratus, cuyo tamaño es por otra parte mucho mayor.

Esta morfología es coincidente con la propia del grupo vertebral de Triturus vulgaris, en especial con T. helveticus y T. boscai respecto a la anchura del arco neural. Por desgracia la validez de los caracteres diferenciadores entre los miembros de este grupo es cuestionable, y en todo caso la conservación de la pieza es deficiente, por lo que no puede ser asignada específicamente con confianza.

Cf. Euproctus. Lámina 11.11, fig. 1 a 3.

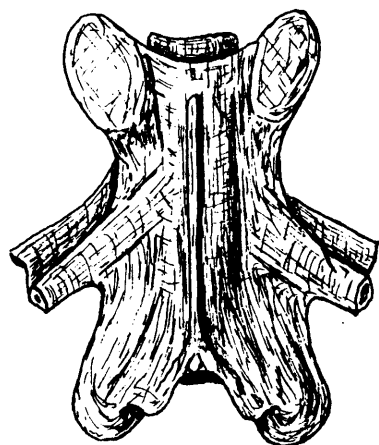
Varias vértebras troncales aisladas, superficialmente muy similares a Triturus marmoratus en tamaño y morfología, se diferencian sin embargo de éste por la presencia de una carena media longitudinal en el lado ventral de los centra.

No hemos observado estas hipapófisis en ninguna de las 100 vértebras examinadas de Triturus marmoratus, ni en ningún otro género de salamándrido a excepción de Euproctus y (muy rudimentariamente) Pleurodeles (del que se distinguen estos fósiles en muchos caracteres (ver apéndice 2 para una lista del material

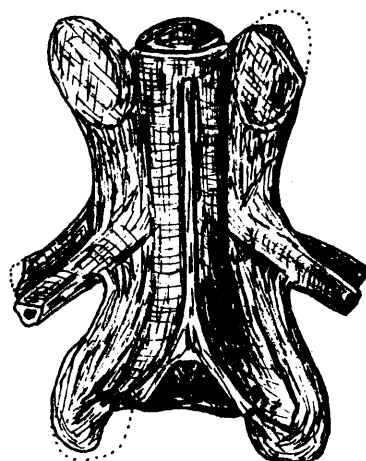
LÁMINA 11.10-

Figuras 1, 2 y 3- Triturus marmoratus. Actual. Vé^{te}bra troncal. Normas dorsal, lateral y ventral.

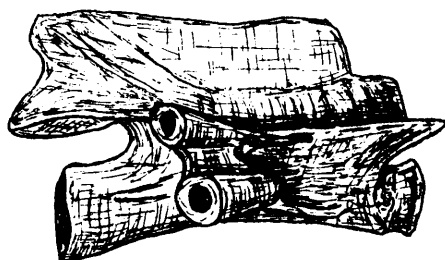
Figuras 4, 5 y 6- Triturus marmoratus. Cueva de las Hienas, B inf. Vé^{te}bra troncal. Normas dorsal, lateral y ventral.

LÁMINA 11.10-

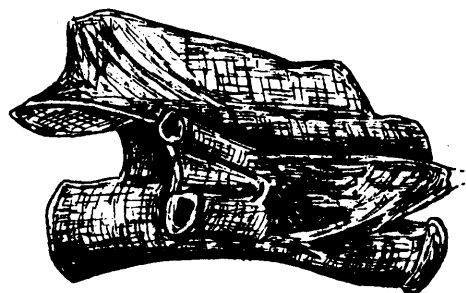
1



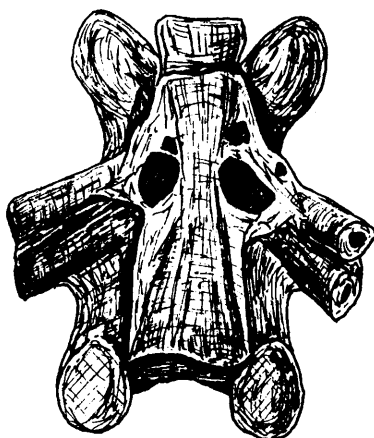
4



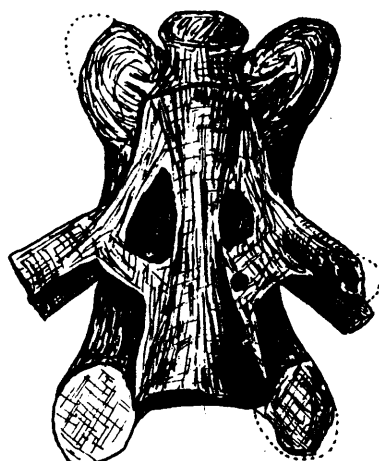
2



5



3

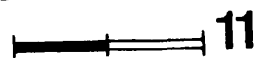
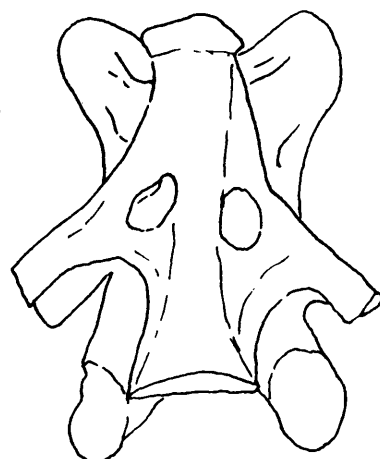
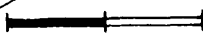
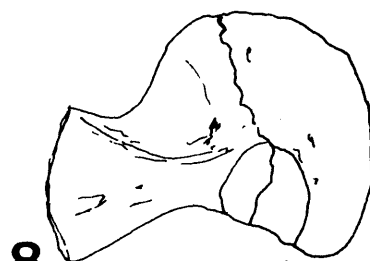
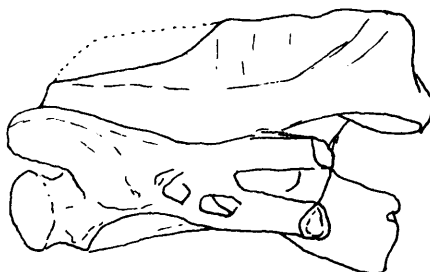
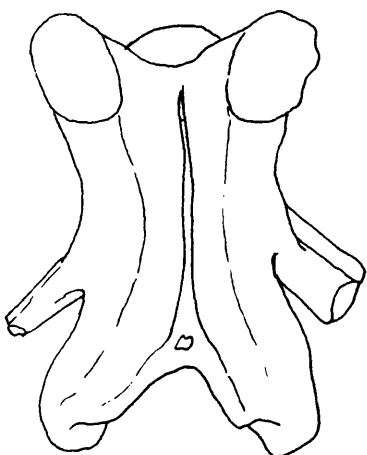
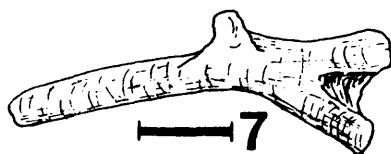
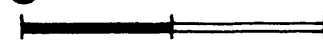
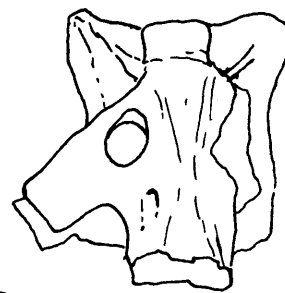
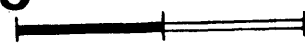
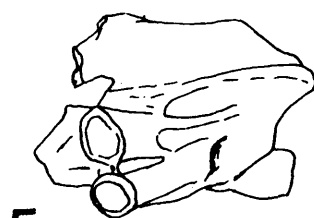
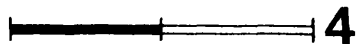
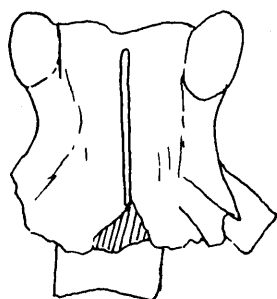
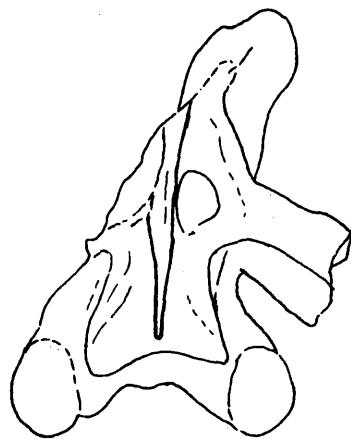
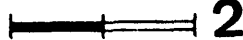
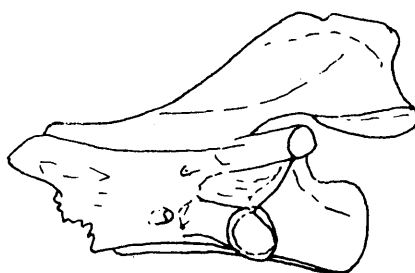
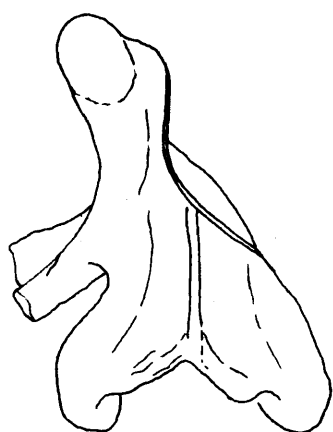


6

LÁMINA 11.11-

- Figuras 1, 2 y 3- Cf. Euproctus. Vértebra troncal.
Normas dorsal, lateral y ventral.
A inf.
- Figuras 4, 5 y 6- Triturus sp. Vértebra troncal.
Normas dorsal, lateral y ventral.
A sup.
- Figuras 7 y 8- Cf. Salamandra salamandra. Costi-
lla y cintura escapular. B sup.
- Figuras 9, 10 y 11- Triturus marmoratus. Vértebra tron-
cal. Normas dorsal, lateral y ven-
tral. B sup.

Todo este material procede de la Cueva de las
Hienas (Asturias).

LÁMINA 11.11.-

de comparación utilizado). Otras características vertebrales de Euproctus son similares a las de Triturus marmoratus, y su distinción no es fácil. Por desgracia sólo se ha contado con 2 esqueletos de Euproctus platycephalus y uno de E. asper como material de comparación, apareciendo estas hipapófisis mucho mejor marcadas en el primero. Estas estructuras, por otra parte, no puede desecharse que estén sujetas a un dimorfismo sexual. Preferimos por ello postponer el estudio de estas formas hasta haber contado con material de comparación más amplio de estas especies actuales, así como con algún ejemplar al menos de Euproctus montanus, a fin de determinar la validez y significado de estas hipoapófisis. Con todo, no puede desecharse en absoluto la presencia de este género en el yacimiento, que de ser cierta extendería su área de distribución actual a toda la cornisa cantábrica en el Pleistoceno superior (E. asper habita diversas regiones de los Pirineos actualmente; E. montanus Córcega y E. platycephalus Cerdeña).

5.12- Cueva Oscura (Asturias).

Edad: Pleistoceno superior (Würm III/IV o IV).

Material: Colección del autor.

Vértebras(3).

Interpretación.

Se trata de una única vértebra troncal, bien conservada, y atribuible claramente a Salamandra salamandra (ver yacimiento anterior).

5.13- Cueva de los Huesos (Asturias).

Edad: Nivel inferior: Pleistoceno superior indeterminado.

Nivel superior: Holoceno.

Material: Colección del autor.

Nivel inferior. Vértebras (17)

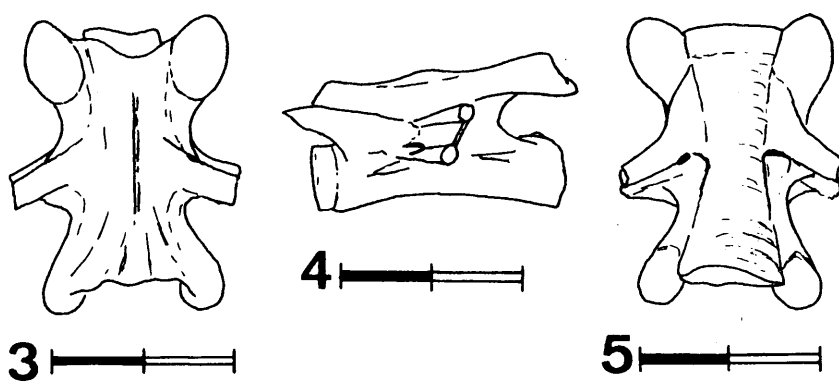
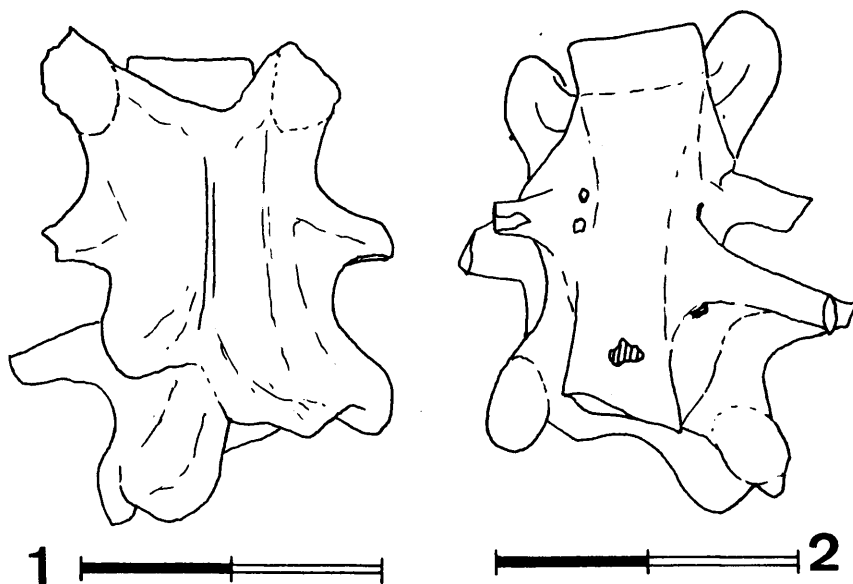
Húmeros DER (1); IZQ (1).

Fémur IZQ (1).

LÁMINA 11.12-

Cueva de los Huesos (Asturias).

- Figuras 1 y 2- Salamandra salamandra. Fusión de dos vértebras troncales. Normas dorsal y ventral.
- Figuras 3, 4 y 5- Salamandra salamandra. Vértebra troncal. Normas dorsal, lateral y ventral.

LÁMINA 11.12-

Interpretación.

Lámina 11.12.

Todo el material es concordante de forma clara con la especie Salamandra salamandra, cuya morfología ya ha sido descrita en la sección 2- de este capítulo. En la lámina 11.12 representamos un caso de fusión entre dos vértebras del tronco, anomalía que también hemos constatado en Salamandra san-saniensis (ver sección 4-).

En el capítulo XII se ofrecen otros restos de urodelos del Pleistoceno superior cantábrico.

6- TAXONOMIA, FILOGENIA y BIOGEOGRAFIA.

6.1- Taxonomia y filogenia.

Como hemos visto a lo largo de este capítulo, y en especial en la sección 3-, el numeroso registro de géneros y especies nominales fósiles ha resultado ser en su mayor parte equívoco, pues se compone en realidad sólo de sinonimias claras o especies dudosas de un número mucho menor de taxones.

La utilización de los grupos genéricos actuales, definidos por WAKE y ÜZETI (1969) con metodología cladística, ha resultado ser sumamente útil en cuanto a su aplicación como mecanismo sistematizador del numeroso registro fósil. No creemos sin embargo que actualmente puedan integrarse las formas válidas extintas en este conjunto, pues los caracteres comparables siguen siendo excesivamente pocos. Por ello, las formas fósiles, salvo en algún detalle aislado ya mencionado, contribuyen aún poco a la clarificación filogenética dentro de cada uno de estos grupos genéricos.

En síntesis, el registro fósil de los salamándridos se compone en nuestra opinión de los elementos siguientes (un asterisco indicará que la forma en cuestión sólo se conoce en estado fósil):

Grupo genérico I.

- <u>Chioglossa</u>	<u>Ch. meini</u> *
- <u>Salamandra</u>	<u>S. salamandra</u>
	<u>S. sansaniensis</u> *
- <u>Salamandrina</u>	<u>S. terdigitata</u>
- <u>Megalotriton</u> *	<u>M. filholi</u> *

Se desconocen pues fósiles de Mertensiella, salvo indicios no confirmados (ver sección 3-).

Grupo genérico II.

adultas cuya correspondencia con las anteriores no puede establecerse, son: Epipolysemia, Palaeopleurodeles, Heliarchon y "Salamandra laticeps" (ver sección 5-).

Por todo ello, hemos de resaltar ahora que sólo tres géneros son exclusivamente fósiles (*): Megalotriton, Koalliella y Chelotriton (si es diferente de Tylototriton).

Megalotriton, si se acepta nuestro razonamiento respecto de la forma II de Ribesalbes (sección 5-), comparte varios caracteres en estadios primitivos con los miembros del grupo III de géneros (3 y 4 de WAKE y ÖZETI, 1969), que se presentan en cambio derivados en los otros géneros del grupo I. Esto reafirma nuestra concepción de que el grupo I, en contra de las teorías mantenidas por HERRE en todos sus trabajos, no puede considerarse en absoluto como primitivo o basal para esta familia. De igual forma se puede razonar con el grupo II, en lo que nos parecen acertadas las posturas de NOBLE (1928, 1931) y WAKE y ÖZETI (1969). Por ello, el grupo genérico III aparenta ser el más primitivo. Este resultado es de gran importancia para el análisis filogenético que pueda hacerse entre las diferentes familias, pues al menos de forma superficial existe menos parecido entre estos animales y los restantes miembros del Orden que entre los salamándridos de los grupos I o II y estos últimos. El origen de los urodelos es ciertamente muy antiguo, por datos inmunológicos (SALTHER y KAPLAN, 1966) su separación de los anuros debió ser un fenómeno pérmico, pero por desgracia el registro fósil es aún excesivamente escaso en el Mesozoico como para esclarecer esta problemática (ESTES, 1965), que en cualquier caso excede los límites de este trabajo.

* Respecto a Palaeoproteus, considerado en ocasiones como un salamándrido (ESTES et alii, 1967), requeriría en este caso la definición de un nuevo grupo de géneros, no siendo encuadrable en ninguno de los definidos con base en la fauna actual.

.2- Biogeografía.

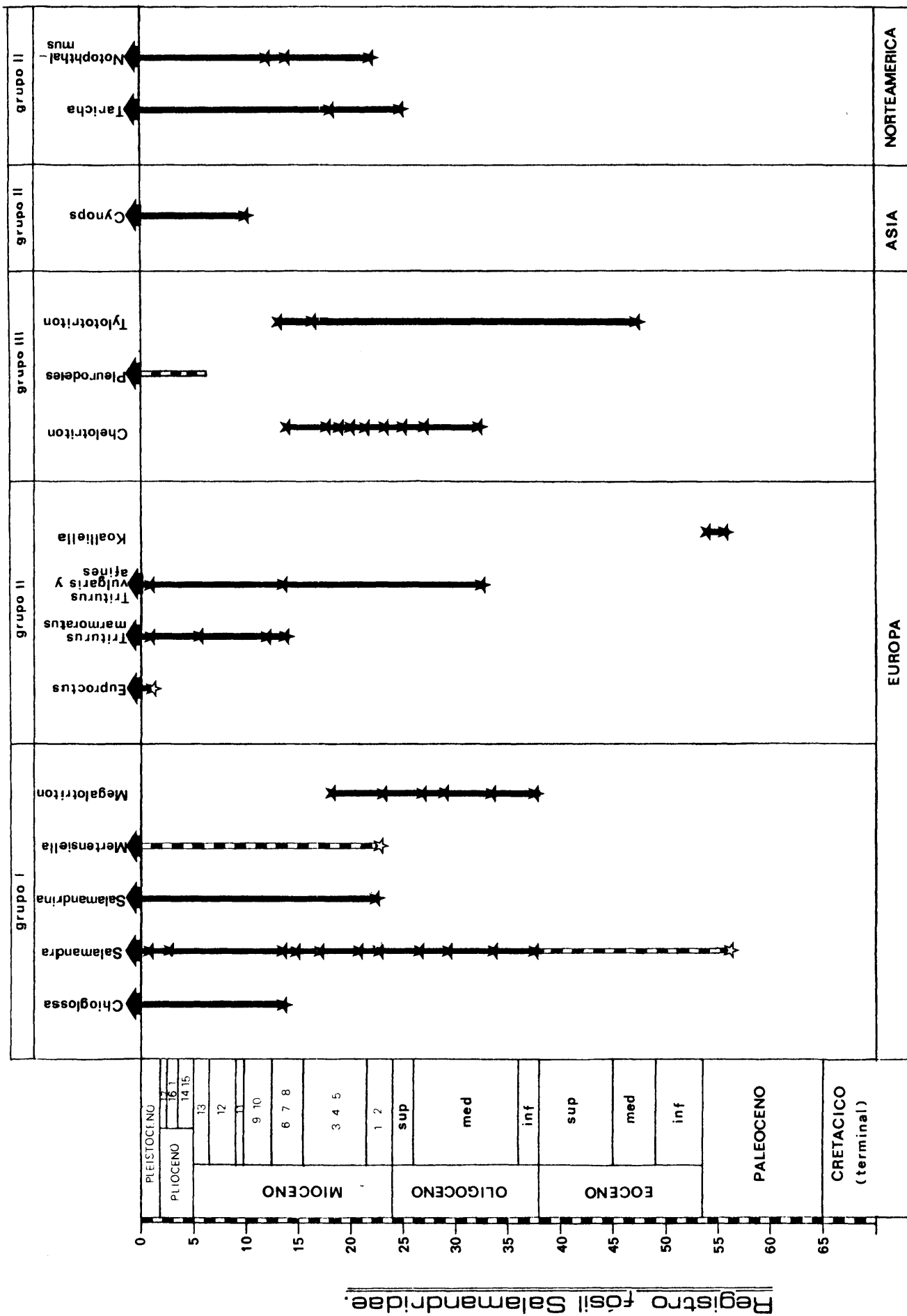
En el diagrama de la página siguiente, en función aproximada del tiempo, se presenta el registro fósil conocido de la familia Salamandridae, con la infraestructura taxonómica ya expuesta *.

Los yacimientos paleógenos estudiados son aún muy pocos, pero puede establecerse la presencia en Europa de miembros de los tres grupos genéricos con anterioridad al Eoceno medio, y dos de los cuales son además actualmente vivientes (Salamandra y Tylototriton). Por ello parece lógico suponer que la diferenciación de estos tres grupos de formas, y con mayor razón el origen familiar, anteceden claramente al terciario.

Esta familia sólo se ha encontrado como fósil en Europa, Asia y Norteamérica, y su distribución actual es básicamente holártica, pues en esta región biogeográfica viven la totalidad de las formas a excepción de Tylototriton, que ha invadido zonas limítrofes muy pequeñas de la región Oriental (TAYLOR, 1962). Ambos hechos, en unión a la edad mesozoica de origen, permiten definir claramente a este grupo como componente batracológico laurásico. En este sentido paralelizan, de forma más o menos estrecha, a otras familias de anfibios, según discutiremos en el capítulo XIII.

Los datos paleontológicos apoyan muy claramente la interpretación de la fauna actual como de origen antiguo. Con respecto a Europa, que es la región más explorada paleontológicamente, todos los géneros actuales (salvo Euproctus) están presentes, con registros más o menos dudosos, con anterioridad al Pleistoceno. Respecto a Euproctus, debemos recordar que es una forma adaptada a un habitat de montaña, regiones muy desfavo-

* La extensión hasta el Oligoceno medio del grupo de Triturus vulgaris se basa en una observación inédita sobre uno de los yacimientos no incluidos (ver capítulo IV).



rables para la formación de yacimientos fosilíferos. No es por ello de extrañar su ausencia, pues de hecho los vertebrados de alta montaña son con mucho los peor conocidos paleontológicamente.

La antigüedad de la fauna actual no sólo se restringe al nivel genérico, sino que alcanza igualmente el específico. En Europa se conocen fósiles con anterioridad al Pleistoceno Chio-glossa (aceptando como parece probable que Ch. meini sea un antecesor de Ch. lusitanica), Salamandrina terdigitata, Triturus marmoratus, y muy probablemente Salamandra salamandra, así como miembros del grupo de especies de T. vulgaris*.

Comparando las formas del párrafo anterior con la fauna viviente, parece que las especies ausentes son a grosso modo el componente actual adaptado a condiciones climáticas más extremas (salvo Mertensiella, si nuestra observación de la sección 3- es errónea). Es dudoso sin embargo, si es lícita la extrapolación de las especies con registro fósil, que estas especies "ausentes" se hayan originado durante el Pleistoceno. Por ello, cabe suponer razonablemente que al menos durante el Neógeno existió un componente faunístico más "frio", bien por situación geográfica más septentrional, bien por altitud, cuyos miembros no se han localizado aún en estado fósil. Datos adicionales en favor de esta hipótesis pueden deducirse del registro fósil de la familia Ranidae.

La influencia de los ciclos climáticos pleistocénicos en la biogeografía de los salamándridos, si bien teóricamente importante, no puede criticarse desde el ángulo paleontológico por manifiesta escasez de yacimientos estudiados, habiéndose publicado diversas teorías al respecto (con base en la distribución actual (ej. STEINER, 1950; STEWARD, 1969).

* Donde por desgracia las características vertebrales de las especies vivientes no permiten realizar atribuciones inequívocas en ausencia de datos de variabilidad.

Tanto el grupo genérico I como el III parecen haber estado presentes en Europa antes y después de la gran ruptura faunística de Stehlin, con formas taxonómicamente idénticas o muy similares. El grupo genérico II también parece estar presente con anterioridad a la mencionada ruptura faunística (límite entre el Oligoceno medio y el inferior), aunque los datos en que se basa este hecho son menos claros que con respecto a los restantes salamándridos, pues se reducen al extinto Koalliella ya discutido, y a la cita de Cf. Triturus del Eoceno inferior de Dormaal (Bélgica; HECHT y HOFFSTETTER, 1962).

CAPITULO XII.

BATRACOFAUNAS DEL PLEISTOCENO TERMINAL CANTÁBRICO.

1- INTRODUCCIÓN.

La existencia de restos animales en los yacimientos paleolíticos cantábricos es ciertamente conocida de antiguo (revisión histórica en ALTUNA, 1972). De estos animales, sin embargo, sólo los grandes mamíferos merecieron el interés de los arqueólogos, por considerarlos evidencia directa de la alimentación humana, y con mayor o menor fortuna se han recolectado y estudiado desde el inicio de la Prehistoria como ciencia **. Los microvertebrados en cambio no suscitaron el mismo interés, su presencia fué considerada puramente anecdótica, y salvo no tables excepciones no fueron siquiera recolectados.

La moderna metodología arqueológica, que trata de reconstruir el entorno ecológico humano de la forma más perfecta posible, precisa de los datos derivados de estos pequeños animales. Los micromamíferos se han mostrado mucho mejores indicadores cronológicos y ecológicos que los macromamíferos, y lo mismo es cierto en el plano ecológico con anfibios y reptiles, dada su naturaleza fisiológicamente poiquiloterma.

En adición a constituir una ciencia auxiliar para la arqueología, el estudio paleontológico de estos animales tiene un interés zoológico intrínseco, pues nos permite entrever el origen inmediato de la fauna actual, y es especialmente importante en cuanto a biogeografía.

Con referencia a los yacimientos cantábricos de ocupación humana, bástenos decir que nunca se había intentado hasta ahora el estudio de sus faunas batracológicas. Sólo en algunas excavaciones recientes, y por desgracia no en todas las que se realizan, han comenzado a recogerse este tipo de restos. Dado

** Los restos de grandes aves fueron también recolectados, aunque dada la tradicional escasez de paleornitólogos son aún poco conocidos en este contexto.

que estas primeras se encuentran todavía en curso, es aconsejable esperar a que finalizen antes de poder efectuar una elaboración completa de los resultados.

Por todo ello, el estudio que se ofrece en este capítulo es totalmente preliminar, se basa en muestras relativamente reducidas, y trata de completar la visión de conjunto de los anfibios fósiles ibéricos, desarrollada en otros capítulos, mediante la consecución de los siguientes objetivos:

a- Delimitación "alfa-taxonómica", es decir, determinación de las especies presentes en el Pleistoceno superior cantábrico.

b- Clarificación de los cambios faunísticos acaecidos en este área y tiempo.

c- Determinación de la procedencia de estos animales en los yacimientos.

d- Comparación de la fauna cantábrica con la de otras regiones.

Los datos de índole ecológica, que son quizás los de mayor interés para el arqueólogo, no serán discutidos en este trabajo, pues es preciso resolver antes la significación climática de los morfotipos de talla gigante (ver capítulo VIII), cuya discusión excede claramente los límites de este trabajo.

Recordemos por último que en este capítulo trataremos sólo las faunas de los yacimientos con ocupación humana, pues ya hemos descrito los restantes materiales (algunos también del Pleistoceno superior cantábrico) en otros lugares de este trabajo.

2- FAUNA BATRACOLÓGICA ACTUAL DEL ÁREA.

Aunque han sido comparados con otros del País Vasco, la totalidad de los yacimientos descritos en detalle en esta sección se localizan en la región asturiana. Según SALVADOR (1974) la fauna actual de Asturias comprende los batracios siguientes:

Salamandridae: Chioglossa lusitanica, Salamandra salamandra, Triturus alpestris, Triturus boscai, Triturus helveticus, y Triturus marmoratus.

Discoglossidae: Alytes obstetricans y Discoglossus pictus.

Bufonidae: Bufo bufo. Con respecto a Bufo calamita, SALVADOR (1974, :89) indica que su distribución "Prácticamente ocupa toda la Península, faltando únicamente en la región Cantábrica, en los Pirineos y en las islas Baleares", aunque sin embargo incluye las dos primeras regiones en el mapa de distribución.

Hylidae: Hyla arborea.

Ranidae: Rana iberica y R. temporaria.

Como más adelante justificaremos, las poblaciones procedentes de egagrópilas de Tyto alba revisten particular importancia en la interpretación de las faunas de estos yacimientos. Se han examinado anfibios con esta procedencia de las localidades siguientes: Cueva de La Paloma, Valle de Campos, Ribadesella y Villaviciosa, todas en Asturias. El material nos ha sido amablemente proporcionado por el Dr. J. M. REY (Inst. "José de Acosta", C.S.I.C.), y se ha comparado con el de otras poblaciones ibéricas (ver capítulos IV, VI, VII, VIII y X). Los resultados en el plano taxonómico de las localidades asturianas pueden resumirse en los puntos siguientes:

1- Ausencia de urodelos. Estos animales no parecen constituir presa de Tyto alba (ej. UTTENDORFER, 1952).

2- Ausencia de Bufo. Las especies europeas de este género sólo son consumidas de forma muy esporádica y con frecuencias insignificantes por algunas estrigiformes, pero al parecer no por Tyto alba (UTTENDORFER, 1952).

3- Frecuencia muy baja de aparición de Hyla arborea**, que sólo se ha detectado en la más numerosa de las muestras estudiadas (Campos), y con una frecuencia menor del 0.5 % sobre el número mínimo de batracios (983). (*).

4- Presencia frecuente de Rana temporaria. La única excepción es el depósito actual de la Cueva de La Paloma, pero dado que la muestra allí analizada tiene sólo un número mínimo de 38 individuos, la ausencia no debe tomarse como significativa.

5- Presencia constante y mayoritaria de Discoglossus pictus. La frecuencia relativa de esta especie sobre los restantes anuros en las poblaciones asturianas ha sido siempre mayor del 50 %.

* El género Alytes no ha sido encontrado en estas poblaciones, pero ha aparecido de forma muy esporádica en egagrópilas de otras zonas (obs. inédita).

** Ver capítulo X.

3- DATOS ESPACIO-TEMPORALES DE LOS YACIMIENTOS.

Los yacimientos estudiados provienen todos de la región asturiana, aunque han sido comparados con dos localidades de Guipuzcoa (Aitzbitarte IV y Ekain) **. Pueden encontrarse referencias adecuadas a su localización, historia, niveles de industria y resto de la fauna en los trabajos siguientes:

Cueva de la Paloma: HERNANDEZ PACHECO (1923). Una revisión completa aparecerá en breve (Prehistoria: MARTINEZ NAVARRETE y CHAPA, ms.; Geología: HOYOS, ms.; mamíferos: REY, ms.).

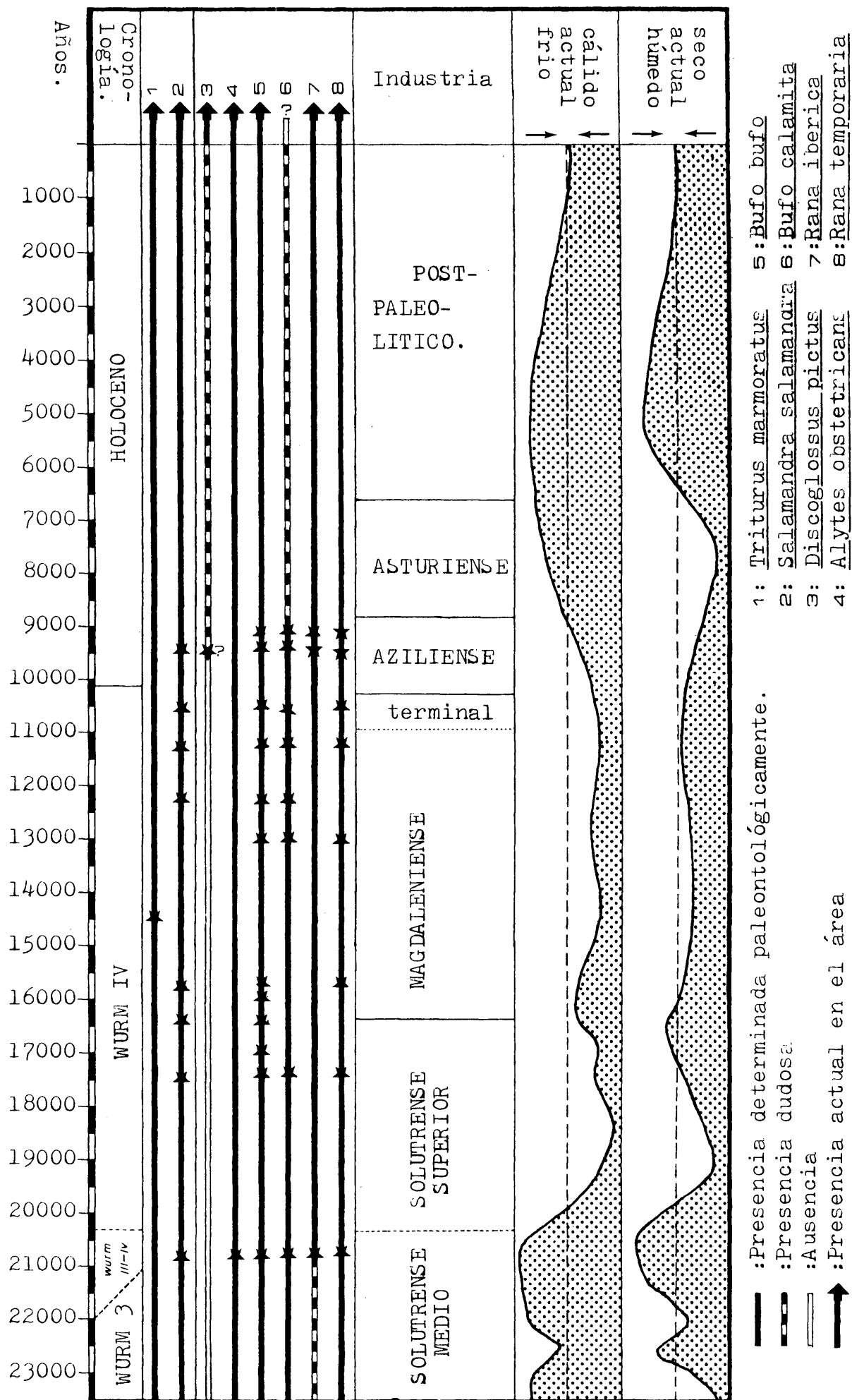
Cueto de la Mina: VEGA DEL SELLA (1916), CHAPA (1975)

Cova Rosa: Yacimiento inédito. Sus aspectos geológicos y generalidades aparecerán en breve (HOYOS et alii, ms.).

Cueva Chufín: Yacimiento inédito. (BERNALDO DE QUIRÓS y CABRERA, ms.).

Con excepción de Cueto de la Mina, que presenta una pequeña muestra del nivel Auriñaciense, los restantes yacimientos abarcan una secuencia industrial Solutrense (Cueva Chufín, Cova Rosa, Cueto de la Mina), Magdalenense (Cova Rosa, Cueto de la Mina y La Paloma), y Aziliense (Cova Rosa, Cueto de la Mina y La Paloma), lo que geológicamente corresponde al periodo comprendido entre el Würm III y el comienzo del Holoceno. En la página siguiente se presenta una tabla con las equivalencias cronológicas, climáticas y culturales de este periodo. Esta tabla es una simplificación tomada de una recopilación más completa realizada por M. HOYOS (in litt.), a quien agradecemos profundamente su autorización para incluirla aquí. Las curvas climatológicas se basan exclusivamente en datos sedimentológicos.

** La descripción en detalle de estos yacimientos vascos, que preparamos actualmente en colaboración con el Dr. J. ALTUNA (Soc. Aranzadi, San Sebastián), no será incluida en este trabajo, y los utilizaremos con fines meramente comparativos.



4- ANÁLISIS DE YACIMIENTOS.

4.1- Cueva de la Paloma (Asturias).

.1- Materiales y métodos.

Para este tipo de yacimientos, más que un inventario de piezas osteológicas, es preferible relacionar el número mínimo de individuos presentes en cada nivel. Este valor se basa en el número mayor de huesos homólogos de cada especie por unidad estratigráfica. En el caso de La Paloma, el material examinado procede de pequeñas muestras de microfauna de las antiguas excavaciones de E. Hernández-Pacheco, realizadas entre 1914 y 1915 (HERNANDEZ PACHECO, 1923). Estas piezas pertenecen a la colección del Museo Nacional de Ciencias Naturales (Madrid).

De entre todos los niveles excavados de la cueva, se ha conservado material en los siguientes:

- Nivel 2: Aziliense.
- Nivel 3: Capa arqueológicamente estéril entre el Magdalenense superior y el Aziliense.
- Nivel 4: Magdalenense superior.
- Nivel 6: Magdalenense medio.
- Nivel 8: Magdalenense inferior.

Sin embargo, los restantes niveles no son ni mucho menos estériles en cuanto a microfauna, según hemos podido constatar fehacientemente en nuestra visita al yacimiento. Por ello es de esperar que futuras excavaciones, realizadas con moderna metodología, permitan un estudio más preciso.

En la tabla de la página siguiente se ofrece el número mínimo de individuos determinado por especie y nivel. En los casos en que las etiquetas conservadas permiten su atribución, el número mínimo se establece separadamente para "Pórtico" y "Patio", y en el nivel 6 por los sucesivos "tramos" (ver topografía y estratigrafía de la excavación en H-PACHECO, 1923 ,

CUEVA DE LA PALOMA. ANFIBIOS. NÚMERO MÍNIMO DE INDIVIDUOS.

'Niveles	<u>Discoglossus pictus.</u>		<u>Bufo bufo.</u>		<u>Bufo calamita.</u>		<u>Rana temporaria</u>	
	Patio	'Pórtico	Patio	'Pórtico	Patio	'Pórtico	Patio	'Pórtico
ACTUAL	38		-----		-----		-----	
2	1*	1*	6	16	---	1	1'	7
3	---	---	9	---	3	---	25..	---
4	-----		14		1		2	
6	---	---	1	3	1	1	3	2
8	-----		5		-----		1'	
Sin nivel	-----		3		-----		11	

*: Posible contaminación.

..: Rana cf. temporaria.

.: Ver texto. 6 individuos fragmentados concuerdan tanto con R. temporaria como con R. iberica.

siendo la resultante de cada nivel la simple adición de estos números mínimos parciales.

Hemos añadido a estos niveles arqueológicos un nivel "actual", procedente de la acumulación reciente de egagrópilas de Tyto alba, y un "sin nivel" que corresponde a varias muestras de material cuya única indicación era la de "La Paloma" y que aparecen bien fosilizados.

.2- Aspectos morfológicos y taxonómicos del material.

Todas las especies halladas perviven en nuestros días, por lo que una descripción morfológica detallada sería sin duda superflua. Es conveniente sin embargo hacer notar algunos aspectos:

a- Discoglossus pictus.

La presencia de esta especie está basada exclusivamente en una tibiofíbula izquierda (Patio) y un fémur derecho (Pórtico) del nivel 2.

Es bien conocida, y ya nos hemos referido a ello en otras secciones de este trabajo, la dificultad de asignación taxonómica de fémures y tibiofíbulas, por ser estos elementos relativamente constantes y homogéneos en todo el Orden. En este caso concreto, la atribución puede establecerse con gran confianza. La curvatura del borde interno, presencia de una crista ossis cruris desarrollada, y tamaño y proporciones de la tibiofíbula; así como el desarrollo e indivisión de la crista femoris, y la curvatura y proporciones del fémur, son claramente diferenciales no sólo con respecto a los restantes anfibios del yacimiento, sino también con relación a los demás anuros de Europa continental.

Si bien la atribución taxonómica es prácticamente segura, no sucede lo mismo con la asignación cronológica. De una parte, ambos huesos presentan una coloración y brillo diferencial

con respecto a los restantes restos del nivel, que son bastante homogéneos al respecto. Este carácter, aunque ciertamente muy variable, permite sospechar una posible contaminación, y la posibilidad de que procedan en realidad de niveles más superficiales.

Por otra parte, y como discutiremos más adelante, la presencia de Discoglossus pictus en un depósito de cueva debe ser explicada en términos de transporte secundario, atribuible casi exclusivamente a egagrópilas de estrigiformes. Como hemos indicado, en todas las poblaciones examinadas de Asturias con egagrópilas actuales, D. pictus predomina sobre los restantes anuros con proporciones superiores al 50 % del número mínimo de batracios.

Por todo ello, si la presencia de este discoglósido en el Aziliense de La Cueva de la Paloma es real, lo que parece poco probable, el dato sería único para cualquier fauna paleolítica cantábrica, y su proporción respecto a Rana, supuesta la procedencia de egagrópilas de ambos, muy inferior a la que se da actualmente.

b- Bufo bufo y B. calamita.

Los dos bufónidos ibéricos están representados en el material, si bien B. calamita en cantidad muy pequeña, y siempre proporcionalmente menor que B. bufo. Esta última especie presenta tamaños muy grandes en toda la muestra, aunque sin sobrepasar los máximos de nuestro material actual de comparación, ni los de la Cueva de las Hienas, que nos ha servido de base para establecer la variabilidad de esta especie (ver capítulo IX).

c- Rana temporaria.

Los restos del género Rana del Pleistoceno europeo presentan en ocasiones un tamaño y un desarrollo de crestas de inserción muscular mucho mayor que el de las formas vivientes

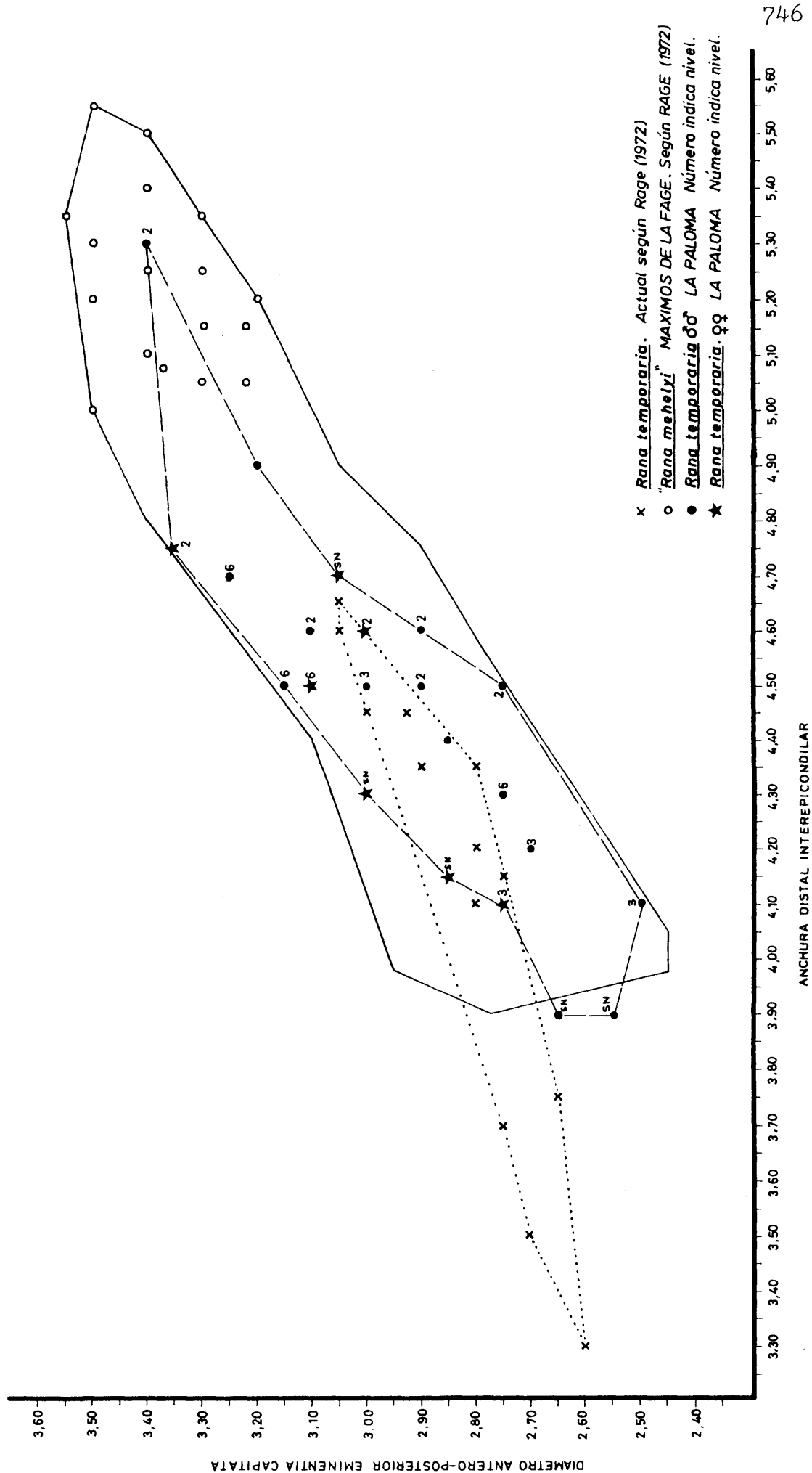
(ver capítulo VIII). Este hecho ha fomentado en autores antiguos la creación de diversas denominaciones específicas, cuya lista con los equivalentes actuales ya hemos presentado (capítulo VIII). Estudios más modernos, como RAGE (1972), prueban al cuantificar estas diferencias que existe en realidad una gradación continua en las poblaciones fósiles, por lo que estas denominaciones deben considerarse sólo con las máximas reservas, y en tanto se conozca con precisión el patrón de variación de estos caracteres en relación al entorno ecológico, no es posible afirmar que se trata de especies válidas.

Con referencia a Rana temporaria, BOLKAY (1911) describió un supuesto antecesor (Rana mehelyi) con los ya mencionados caracteres diferenciales: tamaño mayor y crestas de inserción muscular más desarrolladas. FEJÉRVÁRY (1916) amplía el conocimiento de la especie en algunos huesos. El estudio de RAGE (1972) sobre la numerosa población rissienne de La Fage, aparte de discutir posibles atribuciones equívocas de algunos elementos óseos por autores anteriores, muestra que existe una gradación continua en la variabilidad de morfotipos y tamaños entre Rana mehelyi y la viviente R. temporaria.

Nos ha parecido de interés confrontar estos datos con el material de La Paloma, pero al no ofrecer RAGE (1972) tablas de mediciones, la comparación ha de ser necesariamente mediante un gráfico. En el diagrama de la página siguiente, basado en dos medidas humerales, se presentan los polígonos de dispersión de una muestra de Rana temporaria actual y del conjunto R. temporaria-R. mehelyi de La Fage, población de la que también se representan puntualmente los 17 individuos mayores entre un centenar (datos según RAGE, 1972, :84). La muestra de La Paloma se representa por puntos y con separación de niveles y sexos.

La población cantábrica está virtualmente comprendida dentro del intervalo de variación de la población de La Fage, y aunque en general el tamaño es similar al máximo de las formas actuales, también aparecen individuos de forma ocasional que

HUMEROS. DIAGRAMA DE DISPERSION DE RANA TEMPORARIA



alcanzan a los máximos medidos de R. mehelyi. Por ser el efecto medible de los diferentes niveles muy reducido, no está justificada una comparación estadística precisa entre ellos.

Existen algunos elementos en el nivel 3, pertenecientes a Rana, que recuerdan (especialmente en caracteres ilíacos) a Rana iberica. Las diferencias entre R. temporaria y los miembros del grupo de especies de R. dalmatina, al que pertenece R. iberica, son pequeñas (capítulo VIII), por lo que la atribución específica es muy difícil si el material está fragmentado o si se trata de individuos jóvenes. Un número mínimo de 6 individuos de ese nivel concuerda con ambas especies, pero al contrario que para Rana temporaria, la presencia de R. iberica no ha podido probarse de forma inequívoca. Esta especie aparece sin embargo en otros yacimientos coetáneos cantábricos.

.3- Anomalías.

Aún siendo el material poco abundante, se ha podido detectar la presencia de diversas anomalías osteológicas. Entre ellas cabe destacar las siguientes:

a- Fracturas consolidadas: Siempre en huesos largos. El callo de consolidación es grande, y generalmente aparecen con acabalgamiento y angulación de fragmentos. Bufo bufo (nivel 2; ilion fotografiado en SANCHÍZ y PÉREZ, 1974); Rana cf. temporaria, fémur (nivel 2).

b- Fusiones vertebrales: Rana cf. temporaria, sin nivel, fusión V_1-V_2 . Bufo bufo, vértebras posteriores (nivel 2).

c- Exostosis: Rana temporaria, en el cóndilo posterior derecho del sacro (nivel 3); distal de radio-ulna (sin nivel).

d- Procesos transversos urostilares: Un rudimento en un Bufo bufo del nivel 3.

El material conservado es sin embargo escaso como para

que, por analogía con otros anuros (capítulos IV y VI), las frecuencias de aparición sean representativas.

4.2- Cova Rosa (Asturias).

.1- Generalidades.

El Dr. J. JORDÁ (Univ. de Salamanca) ha comenzado hace muy poco tiempo la excavación de este yacimiento inédito (1975), por lo que salvo en los niveles más superficiales no se cuenta aún con series numerosas de huesos. El material aquí examinado procede de dos muestras de cortes extremos, tomadas por M. HOYOS (Inst. "Lucas Mallada") a fin de realizar el estudio sedimentológico preliminar a la excavación. Los resultados del citado estudio están actualmente en avanzado estado de elaboración, y agradecemos a este investigador el habernos proporcionado el material, así como autorización para reproducir la tabla de equivalencias de niveles que se presenta en la página siguiente. Los niveles culturales según datos inéditos del Dr. JORDÁ.

.2- Descripción de los resultados.

En tabla aparte se ofrece el número mínimo de individuos por especies y niveles. Como en otros casos, la fauna es taxonómicamente igual que la actual, por lo que no ofreceremos descripciones morfológicas detalladas.

a- Salamandridae.

Este yacimiento es único entre los examinados al presentar vestigios de urodelos. Aunque de forma minoritaria, y con base exclusiva en vértebras, ha podido determinarse la presencia de Salamandra salamandra en prácticamente todos los niveles del corte interno. Una vértebra troncal, indistinguible de las actuales de Triturus marmoratus, ha aparecido en el nivel B₁-B₂ del corte externo. Pueden encontrarse comentarios acerca de la morfología y filogenia de estas especies en el capítulo XI.

CORTE INTERIOR	CORTE EXTERIOR	Salamandra		Pseudoeurycea		Bufo bufo		Bufo calamita		Altyes obstetricans		Rana temporaria		Rana iberica	
		CI	CE	CI	CE	CI	CE	CI	CE	CI	CE	CI	CE	CI	CE
A ₀ A ₁	A	1	—	—	—	23	—	2	—	—	—	69	2		
B-1 B-2 BC-1	B	2	—	—	1	3	4	7	—	—	—	18	2		
BC-2	C	1	1	—	—	1	4	2	—	—	—	2	6		
D	D	1	—	—	—	2	1	1	—	—	1	9	6		
E F	DE	1	—	—	—	3	1	1	—	—	—	14	3		
G	E ₂	1	—	—	—	2	3	1	—	1	—	4	6		
H, Base E ₃		3	—	—	—	1	1	1	—	—	—	12			

COVA ROSA BATRACOLOGIA

b- Bufo.

Al igual que en los restantes yacimientos del área, están presentes las dos especies ibéricas, predominando claramente en el plano numérico B. bufo sobre B. calamita. Los tamaños de estos fósiles son equivalentes a los de la actualidad.

c- Alytes obstetricans.

Si bien de forma muy minoritaria, ha podido establecerse la presencia inequívoca de Alytes obstetricans. La morfología de esta forma ha sido descrita en detalle, en comparación con A. cisternasii, en el capítulo IV. Esta especie se conoce en Asturias desde el yacimiento de La Cueva de las Hienas (capítulo IV), y pervive en la actualidad.

d- Ausencia de Discoglossus pictus.

A pesar de que en los niveles superiores (A y B), de edades Aziliense y posterior, se conserva un número mínimo de batracios superior al centenar, no ha aparecido rastro alguno asimilable a esta especie. Este hecho nos induce a pensar que esta especie, hoy día predominante, no habitaba el área en cuestión, y que los dos únicos huesos del Aziliense de La Paloma es posible que se trate de contaminaciones.

e- Rana.

Rana temporaria parece ser con gran diferencia la especie predominante, especialmente en el nivel A, pero al contrario que en otros yacimientos han aparecido también restos de R. iberica. La distinción entre ambas especies es muy delicada. Examinada la variabilidad actual de R. temporaria mediante restos procedentes de egagrópilas (página siguiente), y comparada con preparaciones esqueléticas de R. iberica, se ha observado que si bien los adultos grandes pueden ser diferenciados por caracteres ilíacos, no es posible hacerlo con las for

Elemento	Montefaro I	Cobas	Campos	Bajamar
Atlas	4	2		
Sacro	5	10		
Urostilo	9	15		100
Escápula				
DER	3	14		
IZQ	2	12		
Coracoides				
DER	2	9		
IZQ	3	7		
Ilia				
DER	8	10		104
IZQ	7	10	197	
Húmero				
DER	8	12		
IZQ	6	20		
Radio-ulna				
DER	6	14		
IZQ	6	19		

Bajamar: Rana ridibunda.

Montefaro I, Cobas y Campos: Rana temporaria.

RANIDAE. MATERIAL DE COMPARACIÓN PROCEDENTE
DE EGAGRÓPILAS DE TYTO ALBA.

mas más jóvenes**. Sobre la distinción morfológica, ver capítulo VIII. La diferenciación con respecto a Rana dalmatina se basa en el tamaño.

Por tanto, tanto R. temporaria como R. iberica parecen estar presentes en Cova Rosa, pero la imposibilidad de asignar un número mínimo de individuos por separado, dada la similitud morfológica reseñada y el estado fragmentario del material, nos obliga a reunir ambas formas al respecto.

4.3- Cueto de la Mina (Asturias).

Material.

El material examinado procede de pequeñas muestras conservadas de las antiguas excavaciones del Conde de la Vega del Sella en 1915, pertenecientes al Museo Nacional de Ciencias Naturales (Madrid), con arreglo a la tabla siguiente (números mínimos de individuos):

Niveles	<u>B. bufo</u>	<u>Rana</u> <u>temporaria</u>
N. G- Auriñaciense	1	1
N. H- Auriñaciense	2	2
N. E- Solutrense	1	---
N. B, C o D- Magdalenense	1	2
Sin Nivel	---	10

** Se ha incluido también en la tabla el material examinado de Rana ridibunda, a fin de constatar si las diferencias establecidas entre los ilia de Rana de los tipos I y II se mantenían constantes, como así ha sido.

"Sin nivel" indica el conjunto de material fósil de la colección que tenía etiquetas de la localidad sin referencia al nivel preciso.

Interpretación.

El escaso material conservado no muestra diferencias con el ya discutido en los dos yacimientos anteriores.

4.4- Cueva Chufín (Asturias).

Este yacimiento al aire libre, del Solutrense superior, no ha proporcionado apenas restos de microfauna, a pesar de la cuidadosa excavación realizada (CABRERA y BERNALDO DE QUIRÓS, en prensa). Es de esperar que los niveles inferiores, aún no explotados, contengan mayor número de fósiles.

Los restos pertenecen a la colección del Museo Arqueológico provincial de Oviedo. Los únicos anfibios presentes son Bufo bufo (mínimo de 2 individuos) y Rana sp. (tan sólo una radio-ulna).

5- DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES.

Como ya se ha indicado, el presente capítulo es totalmente preliminar, y se incluye fundamentalmente a fin de servir de complemento y comparación a las faunas más antiguas que constituyen la base de mayor significación para los objetivos de este trabajo. Por ello, discutiremos únicamente los puntos mencionados en la sección introductoria, dejando para el futuro (cuando se disponga de muestras más amplias) otros temas que son igualmente de interés.

.1- Especies presentes y cambios faunísticos.

En la primera tabla de este capítulo se relacionan las especies determinadas y su distribución temporal durante el Pleistoceno terminal asturiano. La metodología utilizada para inferir su continuidad en un periodo (líneas negras) es la siguiente: Se toman como límites las faunas de la Cueva de las Hienas (Asturias; Pleistoceno superior, pero anterior al Würm III) y la actual, de forma que si aparece en ambas y en algún nivel del Pleistoceno terminal (estrellas) se supone continuidad para la especie en el área en cuestión. Este patrón lo cumplen Salamandra salamandra, Triturus marmoratus, Alytes obstetricans, Bufo bufo y Rana temporaria.

Rana iberica no ha sido determinada en la Cueva de las Hienas, pero es muy probable que estuviera también presente durante todo el Pleistoceno superior asturiano. Su ausencia en el mencionado yacimiento debe interpretarse sólo como debida a una selección tafocenótica, pues la Cueva de las Hienas es un relleno kárstico con abrumadora mayoría de bufónidos y sólo escasas piezas de Rana (R. temporaria las que pueden clasificarse). Cabe suponer, dada la existencia de la muy afín especie Rana latastei al menos desde el "Villafranken

se" (ver capítulo VIII), que R. iberica tenga una edad similar.

Bufo calamita aparece en la Cueva de las Hienas y en muchos niveles del Pleistoceno terminal, por lo que su presencia en Asturias está probada hasta el comienzo del Holoceno. Según SALVADOR (1974), en la síntesis de biogeografía actual más moderna que conocemos, B. calamita no habita actualmente esta región. No habiendo realizado prospecciones de fauna actual en este área, no estamos en condiciones de dilucidar este problema, por lo que dejamos como interrogante su presencia en Asturias durante el Holoceno y en la actualidad.

El caso de Discoglossus pictus es merecedor del más alto interés. Hemos indicado en la tabla faunística que la especie está ausente hasta el Aziliense, basándonos en el razonamiento esbozado al tratar el caso dudoso de La Paloma, y que puede resumirse así:

a- En ningún yacimiento del periodo en cuestión ha aparecido resto alguno de esta especie, a pesar de que en varios niveles las muestras son relativamente numerosas, pero si en cambio abundantes Rana.

b- La presencia de Rana y Discoglossus en depósitos de cuevas (y en cantidades numerosas) debe interpretarse como precedente de egagrópilas de estrigiformes. En todos los casos actuales examinados en la región asturiana, D. pictus aparece como presa con frecuencias superiores al 50 % del total de anuros.

Opinamos por ello que la expansión de Discoglossus pictus en esta región es un fenómeno muy reciente, claramente Holoceno. Su ausencia actual de parte de Santander y País Vasco es indicativo además de que la distribución de la especie aumenta en la actualidad de W a E por la cornisa cantábrica.

Merecen destacarse además las ausencias de Pelobates y Rana esculenta-R. ridibunda, que se presentan de forma inter-

mitente en series estratigráficas del Paleolítico francés (ej. RAGE, 1972). Estas formas son sin embargo indicadoras de un clima más cálido, y no habitan ni siquiera actualmente el área en cuestión. Tampoco ha aparecido Rana arvalis, que al contrario que las formas anteriores es un animal básicamente de climas fríos, distribuyéndose actualmente desde el N y centroeuropa hasta Siberia (MERTENS y WERMUTH, 1960), y que ha sido también encontrada en el Pleistoceno francés (RAGE, 1972).

.2- Procedencia de los restos.

Tanto Salamandra salamandra como Bufo bufo y Bufo calamita, con formas de vida muy terrestres, parecen visitar con cierta asiduidad las entradas de cuevas durante el estío**. No es pues necesario invocar transporte secundario alguno que explique su presencia en estos yacimientos.

Rana, así como Discoglossus en la actualidad, necesitan algún tipo de transporte secundario que explique sus grandes acumulaciones en estos niveles arqueológicos. El examen de la fauna global de micromamíferos de estos niveles (J.M. REY, com. personal) indica en adición a los datos batracológicos ya reseñados que gran parte del material procede de egagrópilas. Esta interpretación ya fué intuita por HERNANDEZ PACHECO (1923), al observar como se forma actualmente una capa de esta procedencia sobre el yacimiento de La Paloma, según hemos podido también comprobar personalmente.

Mencionemos por último que no existe evidencia alguna hasta el momento que permita pensar en una utilización directa por el hombre de estos animales.

** Esto lo hemos podido apreciar directamente en el caso de B. bufo en uno de los yacimientos aquí tratados (Cueva Chufín).

.3- Comparación con la fauna de otras regiones.

La fauna del Pleistoceno superior asturiano difiere de la conocida en España central (Pleistoceno medio de Arganda) y meridional (Pleistoceno medio de Murcia, Pleist. terminal de Málaga) por la ausencia de Discoglossus pictus, Pelobates cultripes y Rana ridibunda, presentando en cambio Rana temporaria y R. iberica. Estas diferencias son casi del mismo orden que las actuales.

Los yacimientos examinados en el extremo opuesto de la cornisa cantábrica (Aitzbitarte IV y Ekain, País Vasco), con niveles industriales similares a los presentes en los yacimientos asturianos, tienen en general faunas poco variadas (Bufo bufo y Rana temporaria), aunque en los niveles inferiores de Aitzbitarte aparece Rana dalmatina. Es de resaltar que no se han encontrado restos de Bufo calamita en estas poblaciones fósiles.

CAPITULO XIII.

EVOLUCIÓN DE LA BATRACOFUNA EUROPEA.

1- Introducción.

En esta sección trataremos de analizar en conjunto los datos faunísticos derivados del estudio del registro fósil realizado en anteriores capítulos, con el fin de determinar la asociación de formas presentes y los reemplazos acaecidos en cada periodo del Terciario y Cuaternario de Europa.

Aun siendo más numerosos de lo que generalmente se piensa, los restos de anfibios fósiles son aún excesivamente escasos como para permitir un tratamiento biogeográfico detallado. Nos restringiremos por ello a señalar los datos básicos de esa índole que ofrece el registro fósil, con la esperanza de contribuir en lo posible a la elaboración de modelos explicativos, que, en concurrencia con otras disciplinas, puedan hacerse en el futuro.

Con todo, el grado de incertidumbre de estas notas es realmente elevado, máxime cuando (salvo en casos excepcionales) no pueden utilizarse datos de tipo negativo (ausencias), y todo este capítulo debe pues sobreentenderse que constituye sólo un conjunto de sugerencias y la relación de las hipótesis más simples con que explicar un reducido número de hechos.

Los datos de este capítulo, salvo alguna excepción cuya referencia será citada, han sido ya discutidos anteriormente. No debe extrañar por lo tanto que en muchas ocasiones la interpretación aquí desarrollada esté en contradicción con otras que aparecen en la literatura respecto a los mismos fósiles.

2- El substrato faunístico pre-terciario.

Los yacimientos mesozoicos estudiados en Europa son pocos, y con respecto a los Lissamphibia sólo se han citado los siguientes grupos:

Discoglossidae: Eodiscoglossus santonjae.

Palaeobatrachidae: Neusibatrachus wilferti.

Prosirenidae: "Triton megacephalus".

Proteidae (?): Hylaeobatrachus croyi.

Con la excepción de los prosirénidos, que se han encontrado en el Cretácico inferior de Israel (y por ende en Africa) (NEVO y ESTES, 1969), todos los grupos son claramente laurásicos en origen y distribución, según hemos ya justificado.

Dado que la diversificación en los tres grupos genéricos actuales de la familia Salamandridae parece estar ya establecida en el Paleoceno y Eoceno, es posible que también estos animales constituyeran un componente faunístico del Cretácico europeo, como también sugieren en cuanto a temporalidad SALTHER y KAPLAN (1966) con base en inmunología comparada. Otro tanto cabe decir, por la edad deducida de origen, de los Pelodytidae y Plethodontidae, grupo este último del que se carece de registro fósil inequívoco en Europa.

Como puede observarse en el diagrama de la página siguiente, el conjunto conocido e inferido de unidades batracológicas familiares en el Cretácico superior europeo es notablemente menos diverso que el actual.

3- Batracofaunas del Paleoceno y Eoceno.

Sólo se han descrito dos faunas del Paleoceno superior: Walbeck y Cernay, aunque del primero se desconocen aún los anuros. En Cernay (ESTES et alii. 1967) aparecen claramente representados los Palaeobatrachidae entre los anuros, y Cf. Salamandra, Koalliella y Palaeoproteus entre los urodelos. Este último género es de atribución familiar dudosa, en opinión de ESTES et alii (op. cit.) quizás un salamandrido, pero entonces no atribuible a ninguno de los grupos genéricos actuales. Salamandra y Koalliella son dos claros salamándridos, que pueden interpretarse como pertenecientes a los grupos genéricos actuales I y II, con duda respecto al segundo. En Walbeck (HERRE, 1950a), se han descrito dos géneros de relaciones dudosas: Wolterstor-

FAMILIAS DE ANFIBIOS EN EL Terciario DE
DE EUROPA.

Rectángulos punteados: Presencia del grupo paleontológicamente establecida.

Rectángulos en blanco: Presencia del grupo inferida por evidencia indirecta, sin registro fósil en el área.

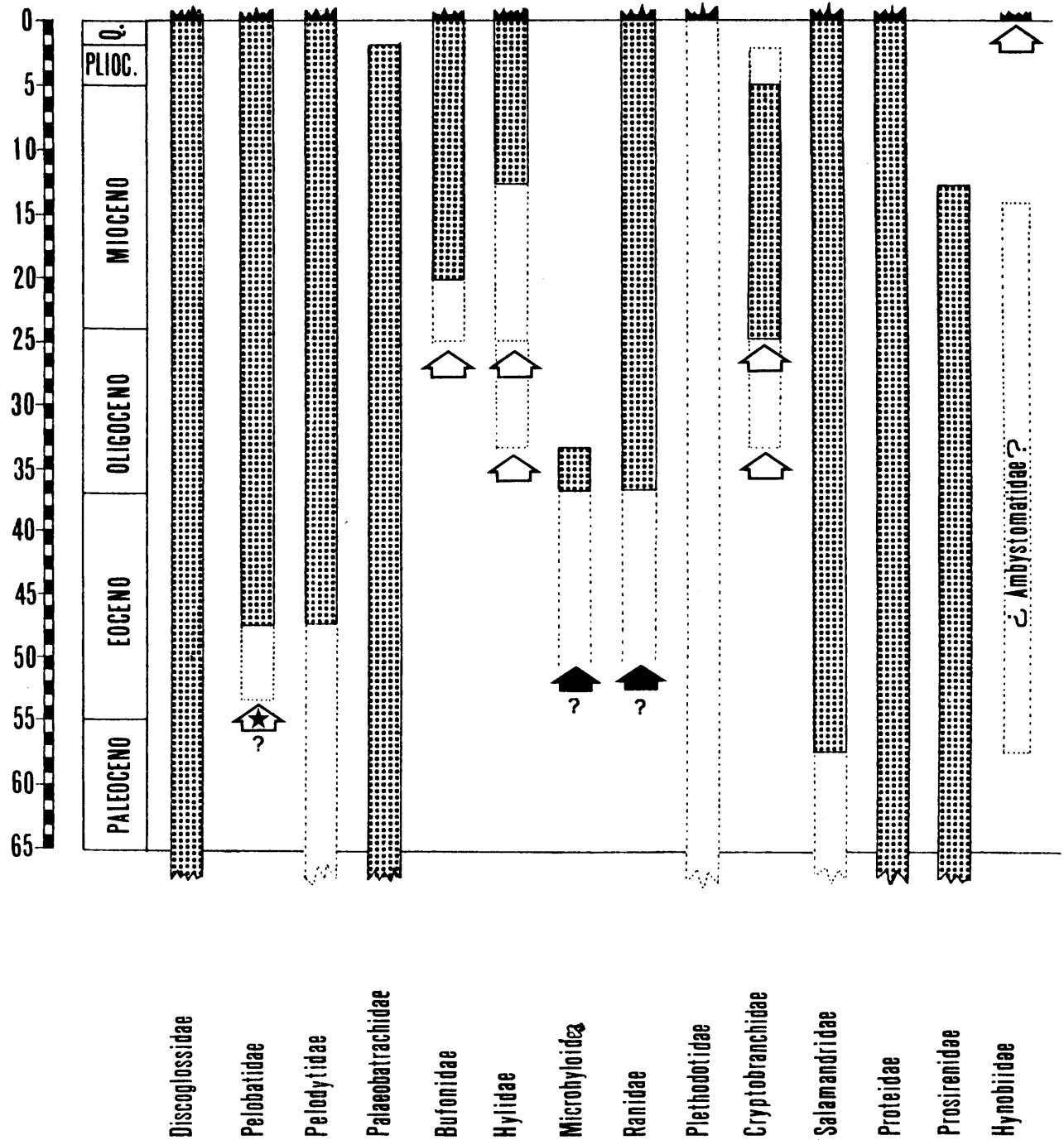
Ambystomatidae: Presencia dudosa basada en restos fósiles de atribución insegura. Por necesidades del diagrama se ha dibujado en la misma columna que la familia Hynobiidae, careciendo este hecho de significación.

Flechas blancas: Supuesta inmigración asiática. Dos flechas en la misma columna, con rectángulos cerrados, simbolizan etapas alternativas de entrada.

Flechas negras: Supuesta inmigración africana. El rectángulo a trazos y sin base simboliza que la época de entrada no ha sido delimitada, pero no parece posterior a la indicada en la flecha.

Flecha con estrella: Como la anterior pero referente a Norteamérica.

FAMILIAS DE ANFIBIOS EN EL TERCIARIO EUROPEO.



fiella y Gereyiella, el primero considerado como Hynobiidae o como Ambystomatidae (capítulo XI), y el segundo también con dudas como Ambystomatidae (ESTES, 1965). El género Koalliella está presente en Walbeck. La fauna conocida del Paleoceno es pues, salvo casos dudosos, idéntica a la inferida para el Cretácico superior.

En el yacimiento de Dormaal (:Orsmael), cuya pertenencia al Paleoceno superior o Eoceno inferior no está establecida con seguridad, HECHT y HOFFSTETTER (1962) citan la presencia de Cf. Triturus, que de confirmarse supondría junto a Koalliella una gran antigüedad para el grupo genérico II de salamán-dridos. Hemos observado en este yacimiento la presencia de paleobatrácidos.

Los siguientes yacimientos conocidos corresponden ya al Eoceno medio. En la localidad de Geiseltal han aparecido nume-rosos fósiles, pudiendo probarse la presencia de pelobátidos (Eopelobates), paleobatrácidos (Pelobatinopsis), discoglósidos (Discoglossus (Opisthocoelellus)), salamándridos (Tylototriton) y de Palaeoproteus (ver anteriormente). La presencia de otros grupos (como bufónidos, hílidos y ránidos), citados en la li-teratura del yacimiento, no ha sido nunca establecida convin-centemente, ni siquiera como probable. También del Eoceno me-dio procede Propelodytes, interpretado como un pelodítido, aunque esta forma precisa ciertamente de revisión (ver capítu-lo VII).

La fauna conocida del Eoceno medio muestra la primera apa-rición de los Pelodytidae, del grupo III de salamándridos, y de los Eopelobatinae. Las dos primeras formas son desconocidas con anterioridad fuera de Europa, y no hay indicios para dudar que sean grupos terciários autóctonos, significando por tal que su origen y/o inmigración al área en cuestión fué pre-ter-ciaria.

Los eopelobatinos en cambio se conocen con anterioridad

en Norteamérica, con formas del mismo género (Eopelobates) que son morfológicamente posibles antecesores filéticos de las especies europeas (ESTES, 1970a). En este caso por tanto cabe suponer la existencia de una inmigración, tal como plantea ESTES (op. cit.). De ser así, nos mostramos de acuerdo con el citado autor en que ésta debió darse en el Eoceno inferior o Paleoceno terminal, pues como veremos más adelante, en el límite Eoceno inferior-Eoceno medio se cierra definitivamente el intercambio faunístico directo entre Norteamérica y Europa.

4- Batracofaunas del Oligoceno.

Durante el Oligoceno inferior, con anterioridad a la "gran ruptura faunística de Stehlin" (: "grande coupure"; LÓPEZ y THALER. 1974), aparecen varias formas no recolectadas con anterioridad: Megalotriton, Rana y Microhyloidea (obs. inéditas); junto a otros ya presentes anteriormente en el registro fósil (Eopelobates, Salamandra); también puede suponerse la presencia de formas no conservadas, pero con registros en el Eoceno y Oligoceno medio o posteriormente (Palaeobatrachidae, Pelodytidae, Discoglossus (Opisthocoelellus), Triturus y Chelotriton, incluyendo en la última denominación Tylototriton .

La presencia de Megalotriton por vez primera en el registro fósil no nos parece significativa ni como origen ni como inmigración, puesto que el grupo genérico I de salamándridos al que pertenece, y del que es una forma claramente más primitiva que las restantes, no se conoce fósil o viviente fuera de la región Paleártica occidental. Todo parece indicar que su existencia en el área fuera anterior, apareciendo aquí por primera vez quizás sólo por tratarse de los primeros depósitos de origen kárstico con abundantes y estudiadas faunas batracológicas.

* Salamandra vive actualmente también en el N. de Africa e Israel, zonas donde debe considerarse como inmigrante relativamente tardío, al igual que Mertensiella en Asia Menor.

No sucede lo mismo con los ránidos, cuyo origen parece incuestionablemente africano, y que son ya conocidos en el Cretácico superior de ese continente. Este grupo animal debe considerarse como inmigrante en Europa, aunque desconocemos totalmente en que época preóligocénica se dió este fenómeno.

Respecto a los a los restos de microhiloideos, cuyo estudio no ha sido incluido en este trabajo (ver capítulo IV), sólo podemos anticipar que la forma en cuestión parece morfológicamente muy cercana a los miembros actuales de la familia Phrynomeridae, un grupo arborícola actual exclusivamente africano y desconocido en estado fósil, por lo que le son aplicables los mismos razonamientos que a los ránidos. En este caso sin embargo, no existen registros posteriores a la gran ruptura de Stehlin, desconociéndose su época de extinción, caso que ésta fuera posterior al límite basal del Oligoceno medio.

Todos los grupos citados anteriormente, con excepción del discutido en último lugar, se conocen también en el Oligoceno medio (muchos yacimientos kársticos de Francia y Alemania) o en el Mioceno inferior. Es de resaltar sin embargo que muy pocos yacimientos han sido estudiados del Oligoceno superior, y que esta edad es verdaderamente crucial en cuanto a reemplazos faunísticos, según justificaremos más adelante.

5- Batracofaunas del Mioceno.

El primer yacimiento neógeno con restos abundantes es el de Rott (Alemania), de edad anteriormente muy discutida, pero datado hace muy poco tiempo como de la MN 0 (límite Oligo-Mioceno; TOBIEN, 1976). En él, junto a formas ya conocidas en el Paleógeno (Discoglossus (Opisthocoelellus), Palaeobatrachidae, Salamandridae, Eopelobates, Rana), se presentan dos notables adiciones: Cryptobranchidae y Zaphrissa, interpretando este último con duda como un pelobatino.

Los primeros registros de nuevas formas en el Mioceno ba-

sal incluyen Pelodytes (MN 2 ó 3), Discoglossus (Discoglossus) (MN 2), Latonia (MN 2), Salamandrina (MN 2) y Bufo (MN 4). De esta época es en cambio el último registro de Megalotriton y Discoglossus (Opisthocoelellus).

Estas formas que aparecen por primera vez, y con base en los indicios filogenéticos que se poseen, se consideran autóctonas, a excepción de Bufo, de los pelobatinos, y quizás de los Cryptobranchidae. Estos tres grupos parecen inmigrantes de origen inmediato asiático, según hemos ya justificado en los capítulos correspondientes. Dado que la tafocenosis óptima para Bufo, y en menor medida los pelobatinos, es el relleno de fisuras kársticas; y dado que estos animales no aparecen entre los numerosos restos de muchos yacimientos franceses y alemanes de este origen en el Oligoceno medio, creemos que puede sugerirse como más probable su entrada en Europa en el Oligoceno terminal. Ambos grupos están además documentados fuera de Europa con anterioridad. Por la misma razón, pero a la inversa, dado que los Cryptobranchidae no aparecen en yacimientos de origen kárstico, su época de entrada es desconocida.

Esta fauna se mantiene prácticamente invariable hasta el Mioceno medio (MN 8), donde se datan las últimas apariciones de prosirénidos, Chelotriton (y Tylototriton), así como las primeras de Chioglossa (MN 7) y Bombina (caso que Pelophilus se incluya en este género; MN 7). Este último, por datos derivados de la anatomía comparada de las especies actuales de Asia y Europa (capítulo IV), debe considerarse también de procedencia asiática, y por tanto inmigrante en Europa. Dado que este animal fosiliza muy raramente, esta primera aparición no debe tomarse como indicativa de temporalidad en su inmigración, que probablemente fuera muy anterior. Chioglossa en cambio, del grupo I de salamándridos, es una forma autóctona probablemente de gran antigüedad.

En el Mioceno superior (Turolense) aparecen los primeros hílidos y Pleurodeles, este último con duda. Hyla es claramente otro inmigrante de procedencia inmediata asiática, y como

Bombina, fosiliza rara vez, por lo que le son aplicables los mismos comentarios que a éste.

6- Batracofaunas pliocenas y cuaternarias.

La batracofauna conocida o inferida del Plioceno es idéntica a la del Mioceno superior. En el límite Plio-pleistoceno aparecen en cambio por última vez tres grupos actualmente extintos: Latonia (Discoglossinae), Eopelobates (Eopelobatinae), y la familia Palaeobatrachidae. Es probable además que pudiera añadirse a la lista la familia Cryptobranchidae, aunque éstos sobreviven en otras regiones de la Tierra.

Las faunas cuaternarias son taxonómicamente iguales que la actual, aunque desde el punto de vista del registro fósil aparecen por primera vez varias formas adaptadas a condiciones climáticas más frías, especialmente si descendemos al nivel específico (ej. Rana temporaria), y según comentaremos más adelante.

Al ser el registro pleistocénico notablemente más abundante que el épocas anteriores, no es de extrañar que aparezcan por vez primera animales antes no localizados, pero a los que cabe suponer por datos morfológicos una gran antigüedad. Este es el caso de Alytes, y más aún el del extinto y aparentemente endémico Baleaphryne, quienes forman una tribu de discoglósidos para la que cabe razonablemente suponer (capítulo IV) una antigüedad nada menos que jurásica.

En el gráfico de la página siguiente se presenta la dispersión temporal de algunas de estas formas, con indicación de los componentes no autóctonos del terciario europeo. Diagramas similares, de mayor detalle taxonómico, pueden encontrarse por separado para algunas de las familias en capítulos anteriores.

DETERMINACIÓN DE INMIGRANTES.

Flechas blancas: Origen inmediato asiático, indican temporalidad (s) supuesta (s) en su entrada en Europa.

Flechas negras: idem, referente a Africa.

Flecha con estrella: Idem, referente a Norteamérica.

Trazos negros gruesos: Línea documentada paleontológicamente.

Línea de bandas negras y blancas: Basada en restos paleontológicos de atribución no totalmente confirmada.

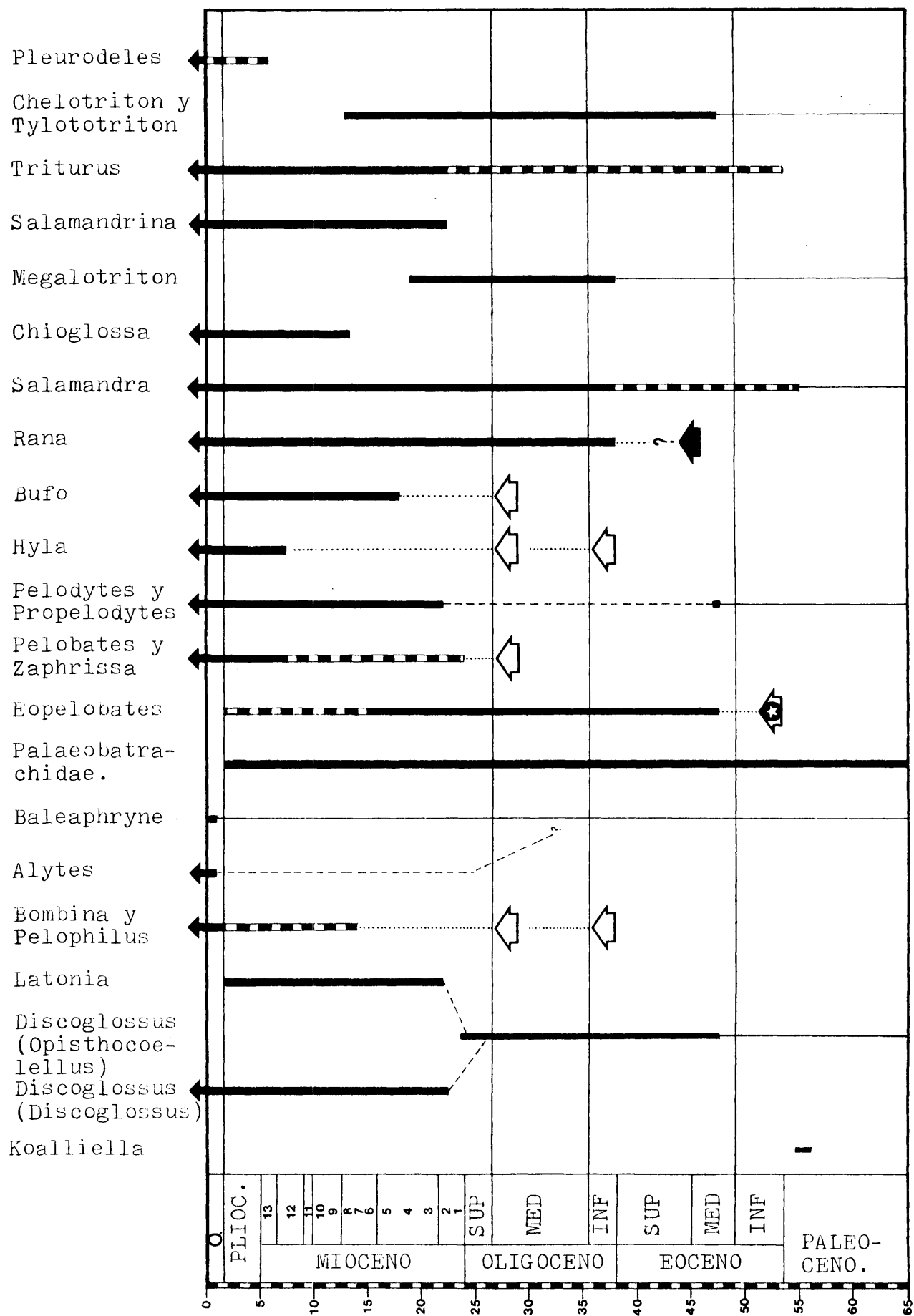
Línea fina a trazos: Filogenia supuesta entre dos taxones.

Línea de puntos: Su presencia en la época es de esperar bajo el modelo biogeográfico propuesto.

Línea fina continua: La antigüedad de la línea filogenética en cuestión se remonta al Mesozoico.

Flechas superiores: Fauna actual europea.

Si no existe indicación, no puede establecerse de momento modelo biogeográfico alguno.



Batracofauna fósil de Europa.
DETERMINACIÓN de INMIGRANTES.

7- Algunos eventos paleogeográficos.

Los eventos paleogeográficos de interés en la interpretación del registro fósil de los anfibios europeos, y en especial los intercambios faunísticos determinados a partir de los mamíferos, pueden resumirse en los apartados siguientes:

a- Existió una conexión directa entre Europa y Norteamérica durante el Paleoceno terminal y Eoceno inferior (HARTENBERGER, 1973). El cierre definitivo de esta vía de intercambio corresponde al límite Eoceno inferior-Eoceno medio, datado según MCKENNA (1975) en los 49 millones de años.

b- Durante el Eoceno medio y superior, Europa está compuesta de un conjunto de islas, de relaciones cambiantes, pero aislada con respecto a otras masas continentales. Sus relaciones con Africa son sin embargo oscuras, pues se carece prácticamente de faunas africanas de esa edad (HARTENBERGER, 1973).

c- En el límite Oligoceno inferior-Oligoceno medio está datada la "gran ruptura faunística de Stehlin" ("grande coupure"), notable por la aparición en el registro fósil de numerosos mamíferos claramente inmigrantes de Asia (LÓPEZ y THALER, 1974). Estas faunas no se hacen generalmente preponderantes hasta el Oligoceno terminal o Mioceno inferior, por lo que hay que suponer que la conexión con Asia fué de corta duración y quizás intermitente.

d- En el Oligoceno terminal se cierra definitivamente el Mar de los Urales (POMEROL, 1973), y desde esa época parece existir un intercambio faunístico continuo con Asia hasta el fin del Terciario.

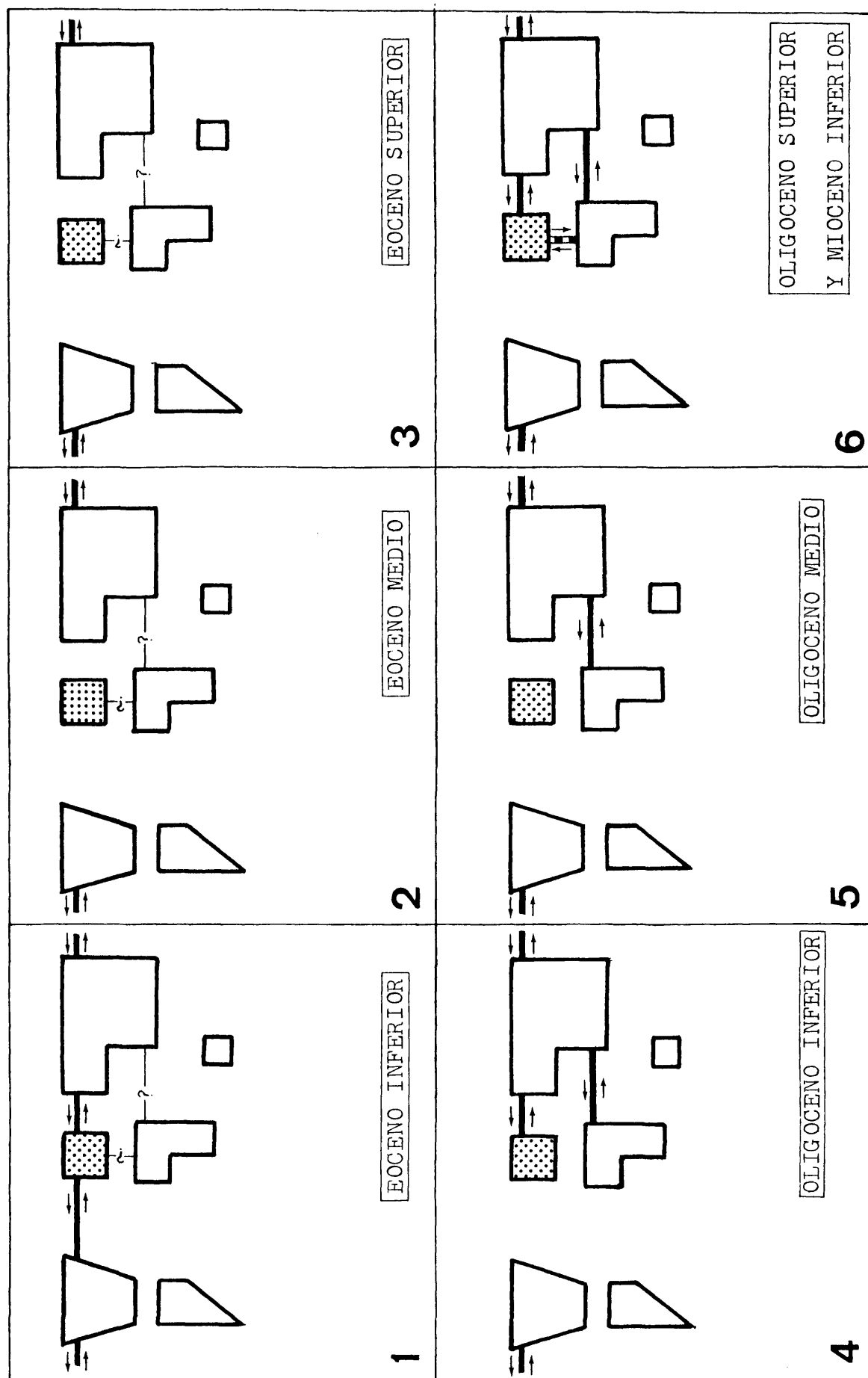
e- Es de suponer que la deterioración climática del Pleistoceno, por analogía con la situación actual, produjera la aparición de una importante barrera biogeográfica para los anfibios (que se conserva hoy día) en grandes extensiones de Asia central.

INTERCAMBIOS FAUNÍSTICOS CON EUROPA.

Los mapas esquemáticos 1 a 4 están tomados de HARTENBERGER (1973).

La línea discontinua entre Europa y Africa del mapa 6 simboliza la etapa de intercambio "burdigaliense" inferior, de corta duración, y primera de las neógenas entre ambos continentes.

INTERCAMBIOS FAUNÍSTICOS CON EUROPA.



f- Durante el Neógeno y Cuaternario, como hemos discutido fundamentalmente en los capítulos IV y IX, parecen existir al menos tres fases de intercambio faunístico con Africa: En el Mioceno inferior (¿MN 2, 3 ó 4?), límite Mio-plioceno (MN 13 ó 14), y Pleistoceno inferior.

Estos intercambios faunísticos quedan resumidos de forma esquemática en el diagrama de la página anterior.

8- Status biogeográfico de la batracofauna europea.

Como resumen sintético de los párrafos anteriores y de las secciones biogeográficas de cada capítulo, podemos descomponer la batracofauna europea en los siguientes bloques:

- Grupo I.-

Compuesto de formas taxonómicas de origen laurásico y mesozoico, y sus descendientes terciarios directos. Este grupo forma la base autóctona de la batracofauna terciaria europea.

En el cuadro de la página siguiente se se indican los miembros de este grupo.

- Grupo II.-

Compuesto de inmigrantes terciarios de procedencia inmediata asiática, y sus descendientes filogenéticos directos. Ver cuadro de la página 773.

- Grupo III.-

Compuesto de inmigrantes africanos y sus descendientes filogenéticos directos. Ver cuadro de la página 773.

- Grupo IV.-

Compuesto de inmigrantes norteamericanos terciarios. Es-

Anfibios. Componentes faunísticos
Europeos. Grupo I.

Véanse discusión y excepciones en los capi
tulos correspondientes, IV-XI.

ANFIBIOS. COMPONENTES FAUNÍSTICOS EUROPEOS. GRUPO I.

TAXÓN	Origen geográfico	Origen temporal	Actual Paleárt.W.	Actual no Paleárt.W.
DISCOGLOSSIDAE	Laurasia	Pre-cretácico	SI	SI
<u>Discoglossus</u>	Europa	Anterior al Eoce no medio. Probable- mente Cretácico.	SI	NO
<u>Latonia</u>	Europa	Mioceno basal	NO	NO
<u>Alytes</u>	¿Europa?	?	SI	NO
<u>Baleaphryne</u>	Europa	?	NO	NO
PALAEOBATRACHIDAE	Laurasia	Pre-cretácico	NO	NO
PROTEIDAE	Laurasia	Pre-cretácico	SI	**
PELODYTIDAE	Laurasia	? ^{Antes del Eoceno Medio}	SI	NO
SALAMANDRIDAE	Laurasia	¿Precretácico?	SI	SI
<u>Salamandra</u>	Europa	¿Cretácico?	SI	NO
<u>Salamandrina</u>	Europa	? . Premioceno	SI	NO
<u>Chioglossa</u>	Europa	? . Antes MN 7.	SI	NO
<u>Megalotriton</u>	Europa	¿Cretácico?	NO	NO
<u>Triturus</u>	¿Europa?	? . Pre-eoceno.	SI	NO
<u>Koalliella</u>	Europa	? . Pre-eoceno	NO	NO
<u>Pleurodeles</u>	¿Europa?	? . Pre-plioceno	SI	NO
<u>Tyrototriton</u> + <u>Chelotriton</u>	Eurasia	¿Cretácico?	NO	SI

** Depende del status que se acepte para Necturus, Ver HECHT y EDWARDS (1976).

Anfibios. Componentes faunísticos
europeos. Grupos II y III.

Bufo regularis habita actualmente Egipto, como un pequeño apéndice de su distribución básicamente etiópica.

Por "origen inmediato" entendemos el área procedencia y momento de su extensión a Europa.

ANFIBIOS. COMPONENTES FAUNÍSTICOS EUROPEOS. GRUPO II.

TAXÓN	Origen inicial		Origen inmediato		Actual Paleartica W.	Actual no Paleartica W.
	Geográf.	Temporal	Geográf.	Temporal		
CRYPTOBRANCHIDAE	Laurasia	? Precretác	Asia	Oligoc. ?	NO	SI
Andrias	Laurasia	?	Asia	Oligoc. ?	NO	SI
BUFONIDAE	Gondwana W.	Cretácico inferior	Asia	Oligoc. sup.	SI	SI
Bufo**	Sudamérica ca.	Cretácico inferior	Asia	Oligoc. sup.	SI	SI
HYLIDAE	Sudamérica ca.	Cretácico medio.	Asia	Oligoc. inf o sup	SI	SI
PELOBATINAE	Asia	Pre-oligo ceno	Asia	Oligoc. sup.	SI	SI
HYNOBIIDAE	Laurasia	? Precretác	Asia	Holocene*	SI	SI

ANFIBIOS. COMPONENTES FAUNÍSTICOS EUROPEOS. GRUPO III.

RANIDAE	Africa	Cretácico medio.	Africa	Pre-oligo ceno	SI	SI
Grupo especies de <u>Rana esculenta</u>	Africa	?	Africa	Pre-oligo ceno	SI	SI
BUFONIDAE <u>Bufo cf. regularis***</u>	Africa	? anterior a MN 3	Africa	Pleistoc. inf.	NO	SI

*Ver STEWARD (1969). **Especies terciarias y actuales. ***Ver yacimiento de Las Yedras (capítulo IX); pertenece a la radiación africana de los bufónidos. Ver dorso página anterior.

te grupo lo compone únicamente la subfamilia Eopelobatinae de pelobátidos (Eopelobates), siguiendo el razonamiento al respecto de ESTES (1970a).

- Grupo V.-

Formas sin registro fósil, o con éste dudoso o del Pleistoceno, caracterizadas en general por habitar actualmente zonas montañosas y/o de climas más fríos. Como ejemplos podemos citar Euproctus, Rana arvalis, grupo de especies de R. dalmatina etc.

Dada la edad en que aparecen las formas mejor documentadas paleontológicamente, y su gran longevidad comprobada, es muy poco probable que las formas de este grupo se hayan originada en el Pleistoceno. Es mucho más simple suponer, como aquí hacemos, que durante el Neógeno al menos, y al igual que en la actualidad, existió una zona septentrional (así como zonas de alta montaña) que debieron ofrecer condiciones climáticas notablemente menos cálidas que las áreas restantes. Esta hipótesis es de difícil comprobación, pues tanto las zonas montañosas como el Escudo escandinavo se caracterizan por una gran pobreza de depósitos terciarios.

- Varios.

Otros animales, como el viviente Hydromantes (Plethodontidae), los prosirénidos, o los restos dudosos de Ambystomatiidae, no pueden ser incluidos de momento en ninguno de estos grupos de forma inequívoca.

9- Evidencias de regionalización intraeuropea.

Con excepción de la hipotética regionalización debida al componente faunístico V antes descrito, los indicios de otras diferencias faunísticas dentro de Europa son escasos para el Neógeno, pues debido fundamentalmente a la falta de restos y/o

de estudios, su significación y límites de confianza son difíciles de establecer. Con todo, es conveniente hacer notar algunos aspectos que pudieran quizás reflejar una regionalización de la batracofauna europea durante el Neógeno.

En la página siguiente se presenta un diagrama que compara la distribución estratigráfica del registro conocido en España con el combinado del resto de Europa. Dejando aparte el componente paleógeno, aún no estudiado en nuestro país, podemos resaltar las siguientes diferencias:

- Palaeobatrachidae.

Esta familia es abundante en Europa central, especialmente en el Mioceno inferior, y pervive en esa región y en Polonia hasta prácticamente el comienzo del Cuaternario. En Francia en cambio no se ha encontrado con posterioridad al Mioceno medio (Astaraciense) (VERGNAUD-GRAZZINI y HOFFSTETTER, 1972). En España, a pesar de que existen yacimientos del Mioceno con tipos de deposición idóneos, no han sido nunca encontrados con posterioridad al Mesozoico.

- Pelodytes.

Este género viviente se ha conservado en una serie continua de yacimientos neógenos españoles, pero nunca ha sido citado fuera de la Península antes del Cuaternario. La situación diferencial no es sin embargo tan drástica: en adición a nuestra sugerencia, no comprobada, acerca de su presencia en Neudorf (capítulo IV), hemos observado restos perfectamente atribuibles a este género en el yacimiento francés de La Grive M, L3 (MN 7 y 8). Con todo, parece restringirse a la península Ibérica con posterioridad al Mioceno medio.

- Eopelobates.

Común por el contrario fuera de España hasta el Mioceno medio, y sobreviviendo probablemente hasta el fin del Neógeno, pero nunca encontrado en la península Ibérica en estos pe

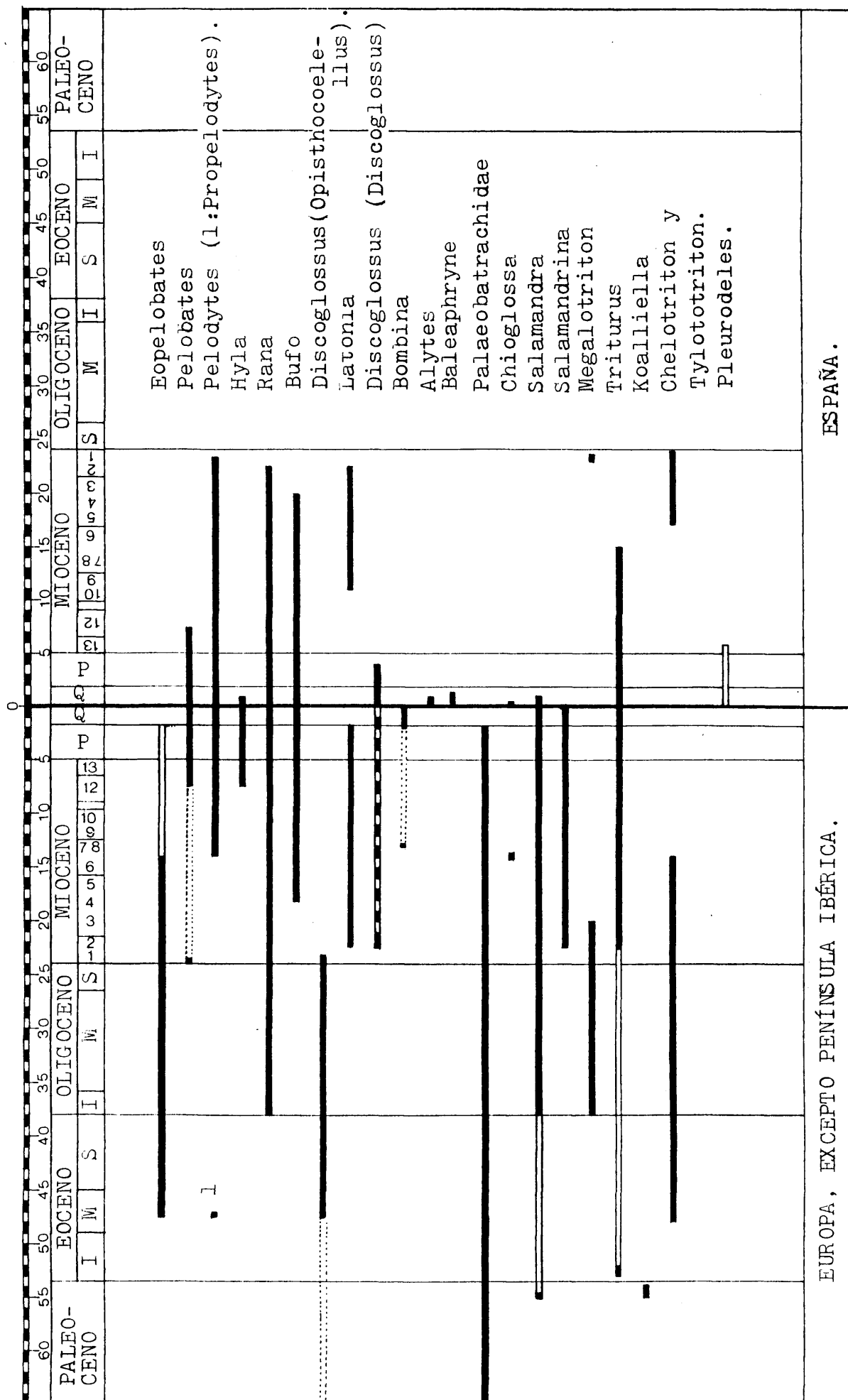
Comparación del registro fósil español con el
del resto de Europa.

Líneas negras: Registro paleontológicamente continuo.

Líneas blancas: Atribuciones dudosas del mismo taxón.

Líneas de puntos: Desarrollo filogenético entre dos
taxones.

Línea de trazos negros y blancos: Taxón endémico de
una isla mediterránea.



COMPARACIÓN DEL REGISTRO FÓSIL ESPAÑOL CON EL DEL RESTO DE EUROPA.
ANFIBIOS.

riodos neógenos.

- Hyla.

Sus restos se han conservado en el Mioceno superior y Plioceno griego, pero no en España hasta el Cuaternario.

- Bufo.

Los restos del Mioceno superior y Plioceno españoles son atribuibles a Bufo bufo y B. calamita, mientras los coetáneos de Grecia y Centroeuropa se basan en Bufo viridis y en ocasiones B. bufo. Para el Mioceno medio y épocas anteriores los restos son sin embargo similares (Bufo aff. viridis).

- Latonia.

Este discoglósido está presente de forma continua hasta el límite Plio-pleistoceno en la mayor parte de Europa, pero en España sólo ha aparecido hasta el Vallesiense, no habiendo sido encontrado en ninguno de los numerosos yacimientos del Turolense.

- Bombina.

Si se incluye a Pelophilus, su línea se extiende hasta la MN 7, pero nunca se le ha encontrado, ni vive actualmente, en España.

Otras diferencias que muestra la tabla carecen claramente de significación en el estado actual de nuestros conocimientos, pues en unos casos son debidas a endemismo (Discoglossus (Discoglossus), Baleaphryne), o a pura escasez del registro en otros (Pleurodeles, Salamandra). Es por otra parte de destacar la similitud existente, en cuanto a cronología en ambas zonas, entre Pelobates, Rana, Triturus marmoratus y Chelotriton.

Estas diferencias, caso que sean reales al menos en par-

te, no indicaría una regionalización mayor que la existente en la actualidad.

Nos parece sin embargo, que aun con la serie de diferencias antes señaladas, gran parte de la distribución actual de los anfibios de Europa debe ser explicada en términos de cambios biogeográficos cuaternarios. Coincidimos por ello con STEINER (1950) y STEWARD (1969), quienes basan sus razonamientos en la existencia de "refugios" faunísticos en las zonas más meridionales, aunque nos mostramos en desacuerdo en cuanto al valor asignado a la diferenciación evolutiva en este periodo, cuya importancia creemos es claramente menor (en niveles taxonómicos superiores al subespecífico) que las simples migraciones o variaciones del área de distribución.

10 - Sobre el endemismo de la batracofauna ibérica actual.

Numerosos autores, con diferentes criterios y métodos (ej. ALMAÇA, 1971; SALVADOR, 1974) han tratado acerca del "grado de endemismo" de la fauna actual ibérica, así como de la importancia de la Península Ibérica y de sus diversas áreas en cuanto a constituir un "centro secundario de desarrollo evolutivo". Excedería claramente de los límites y objetivos de este trabajo la discusión en detalle de estas hipótesis, pues para ello se necesitaría aducir evidencia de otros vertebrados.

No podemos dejar de señalar sin embargo, en lo que a los anfibios respecta**, que los datos paleontológicos examinados contradicen en un grado nada despreciable muchas de esas hipótesis.

**y con excepción del nivel subespecífico, que en general no es reconocible en restos fósiles.

11- Conclusión.

Los anfibios son animales que muestran una gran longevidad para cualquier nivel taxonómico no inferior al específico, según creemos haber demostrado a lo largo de este trabajo, y en lo que nos mostramos de acuerdo con los resultados obtenidos por TIHEN (1964) y ESTES (1970b) a este respecto.

En un estudio biogeográfico que parta del registro fósil terciario, y según hemos justificado anteriormente mediante los diagramas de este capítulo, los efectos derivados de los factores de expansión y migración tienen considerablemente mayor importancia que los derivados de una evolución in situ, pues a excepción de Latonia, ningún otro género ha podido probarse que se originara en el Neógeno europeo, y lo mismo es válido en general para las especies, la mayoría ya miocenas.

La combinación de ambos resultados, gran longevidad de los taxa y ausencia de radiaciones evolutivas o fases cladogenéticas, diferencian nítidamente la paleontología de batracios de la de los mamíferos, que constituyen en ambos respectos su imagen opuesta.

De la misma diferencia básica entre batracios y mamíferos en cuanto a modalidad y estrategia evolutiva global se deriva una conclusión importante: los batracios presentan una utilidad prácticamente nula como fósiles guía, y no contribuyen de forma apreciable al desarrollo de la estratigrafía continental. Esta faceta no obedece sólo a que son fósiles raros o poco estudiados, sino que se basa además en su característico ritmo braditélico de evolución, por lo que no es de esperar que sean en el futuro de utilidad a este respecto.

CAPITULO XIV.

RESUMEN Y CONCLUSIONES.

CAPITULO XIV.- RESUMEN Y CONCLUSIONES.

Esta obra es es extensa y cubre áreas de trabajo muy diversas dentro de la Batracología, por lo que no resulta factible enumerar, siquiera telegráficamente, las muchas conclusiones de índole parcial o limitada (como caracteres taxonómicos, interpretación de restos concretos etc) que se han alcanzado. Por ello, nos referiremos aquí tan sólo a las conclusiones que exceden el estricto plano de especialización. No podemos olvidar sin embargo, y merece ser subrayado, que son precisamente los datos y conclusiones de rango concreto los que constituyen en esencia el mayor aporte de este trabajo, pues en ellos se basan y fundamentan, con diversos niveles de confianza, las conclusiones de ámbito más amplio. Rogamos por ello se consulten los apartados finales de cada capítulo, así como el XIII en su totalidad, pues se ofrece allí un resumen de la problemática planteada por cada una de las familias aquí tratadas.

Las principales novedades y conclusiones que se ofrecen en este trabajo pueden sintetizarse mediante el siguiente esquema:

A- Aspectos metodológicos.

1- Se calibra por primera vez la importancia de los tipos diversos de fosilización como fuente de error taxonómico.

2- Se prueba la necesidad absoluta de un conocimiento preciso de la osteología y variabilidad de las formas actuales para una interpretación coherente y realista del registro fósil.

3- Se describen brevemente y aplican, justificándose como superiores a los tradicionales, otras metodologías sistemáticas como la cladística. Es la primera vez en la Paleontología española en que se utilizan estas técnicas taxonómicas de elaboración de datos.

4- Se enumera la nomenclatura anatómica, introduciéndose nuevos términos.

5- Dada la ausencia casi total hasta el momento de este tipo de datos, se define y aplica una serie completa de medidas para todo el esqueleto postcraneal de los anuros.

6- Se tipifican por primera vez las asociaciones faunísticas de batracios en función del tipo de tafocenosis del yacimiento.

7- Se aplica por primera vez en paleobatracología la precisa biozonación continental de MEIN (1975), probándose la inoperancia de los anfibios en cuanto a utilidad biostratigráfica.

B- Estudios sobre la fauna actual.

8- Se elabora una osteología comparada para todos los géneros de discoglósidos, basada fundamentalmente en el esqueleto postcraneano, que es el que normalmente se conserva en el registro fósil.

9- Se describe por primera vez la osteología postcraneal de Alytes cisternasii, concluyéndose que este endemismo ibérico constituye un taxón válido, claramente diferente de Alytes obstetricans, y de mayor especialización morfológica que este último.

10- Se analiza, elemento a elemento, la variabilidad osteológica en series grandes (en total más de 250 individuos) de 3 poblaciones de Discoglossus pictus. Este tipo de estudios, básicos para la paleontología, sólo se había realizado con anterioridad en 2 anuros (Ascaphus y Bombina). Como novedad se presenta la utilización de restos de egagrópilas de Tyto alba como fuente de material.

11- Se discute el concepto de variabilidad, las diferencias cualitativas entre las 3 poblaciones de D. pictus, y el valor de las anomalías osteológicas como fuente de error taxo

nomico, tipificándose éstas, y examinando su significado como mecanismo filogenético. Se seleccionan, tipifican y discuten todos los caracteres óseos utilizados en la sistemática de los discoglósidos. Por primera vez para un anuro, se miden y comparan cuantitativamente los elementos postcraneales de las 3 poblaciones, concluyéndose que existe una notable homogeneidad entre ellas.

12- Con exactamente los mismos puntos de los dos párrafos anteriores, se estudia la variabilidad esquelética de Pelobates cultripes sobre dos poblaciones con un total de más de 400 individuos, concluyéndose, a diferencia de Discoglossus pictus, que existen diferencias muy marcadas entre ambas poblaciones, tanto de índole cualitativa como cuantitativa, por lo que cabe dudar de la supuesta homogeneidad de las poblaciones de esta especie en la Península Ibérica,

13- Se discuten, con los datos de variabilidad extraídos del punto 12-, las características diferenciales entre diversas especies actuales del género Pelobates y otros pelobátidos fósiles.

14- Se discuten varios rasgos osteológicos de Pelodytes punctatus, clarificándose los puntos en que la literatura es abiertamente contradictoria.

15- Se realiza la anatomía comparada, agrupación de especies, y evaluación de la variabilidad, para los ilia de las especies europeas actuales del género Rana, utilizándose también material procedente de egagrópilas de Tyto alba. En varios casos se prueba que no es posible discriminar osteológicamente a niveles inferiores al de "grupo de especies".

16- Se presenta un estudio de la anatomía comparada post craneal de las 3 especies europeas actuales del género Bufo, discutiéndose la variabilidad de Bufo bufo con base en material fósil del Pleistoceno terminal. Se han examinado además otras 21 especies asiáticas y africanas de esta familia.

17- Se determina, con base fundamental en egagrópilas de Tyto alba, la osteología comparada y variabilidades de varios elementos de especies europeas del género Hyla, concluyéndose que su diferenciación osteológica no es factible, al menos en el esqueleto postcraneal, y que por lo tanto no ha lugar a la discriminación en restos fósiles entre Hyla arborea e H. meridionalis.

18- Se describe la osteología vertebral de diversas especies de la familia Salamandridae, abarcando la totalidad de los géneros hoy día reconocidos.

19- Se determinan las asociaciones de batracios para diversas poblaciones de egagrópilas de Tyto alba en la actualidad en Asturias y Galicia.

C- Revisión y discusión de supuestos taxones fósiles extintos en Europa.

20- Se discute, mediante revisión directa del material en muchos casos en que ha sido posible, o mediante bibliografía en otros, la validez y significado de una mayoría de los batracios fósiles que han sido descritos en el Terciario y Cuaternario de Europa. Se indican claramente por otra parte los pocos casos en que la bibliografía es ambigua en su aspecto descriptivo, y no se han podido examinar los restos, por lo que la elaboración de estos taxones debe por tanto dejarse para el futuro.

Esta revisión nos ha llevado en multitud de ocasiones a disentir de las opiniones existentes, que en nuestra opinión constituían la base de un bloque taxonómico en gran parte carente de significación real. La discusión de cada uno de estos casos, demasiado numerosos para ser incluidos en este resumen, así como el grado de fiabilidad que asignamos a cada revisión efectuada, se detallan en los capítulos correspondientes.

D- Descripción de nuevas faunas fósiles.

21- Se describen y determinan los batracios fósiles de un

total de 70 yacimientos del Neógeno y Cuaternario español. Con excepción de dos de ellos, la totalidad de estas faunas constituyen citas nuevas para cada yacimiento. Con excepción de los taxones descritos por NAVÁS (1922a) en el yacimiento de Libros (Teruel), todos los restantes son citas nuevas para España.

22- Se describe un nuevo género y especie (Baleaphryne muletensis) de discoglósido en el Pleistoceno balear, y una nueva especie del género Pelodytes (P. arevacus) en el Mioceno medio castellano.

23- Se presentan en España las apariciones más antiguas para Europa del género Bufo, y las mundiales de Pelodytes, Latonia, Alytes y Pleurodeles, así como de las especies Pelobates cultripes, Bufo bufo, Bufo calamita (ambos con la páticu la cf.), Alytes obstetricans y Discoglossus pictus. Ha aparecido además el único caso de un claro inmigrante africano en el Neógeno o Cuaternario de Europa.

24- Se han examinado las faunas de batracios fósiles de más de 50 yacimientos europeos no españoles de todo el Terciario, que se describen en detalle a excepción de los franceses (que están actualmente en periodo de elaboración por otros) y de los ya descritos en la literatura (que se incluyen en el apartado de revisiones, punto 20-).

Son de destacar a este respecto los yacimientos provenientes de Grecia y de las diversas islas del Mediterráneo (Córcega, Cerdeña, Malta, Chipre, Creta, Isla de Kos), por ser territorios totalmente desconocidos con anterioridad para la paleobatracología. Obviamente, todas las citas de estas regiones son nuevas, y las de los yacimientos inéditos, las primeras.

25- Se ha detectado en estos yacimientos por primera vez para Europa la presencia de la familia Hylidae (Hyla), así como el primer registro fósil del género Salamandrina. y de su especie viviente Salamandrina terdigitata.

E- Taxonomía y filogenia.

Se examina el aporte de los datos derivados del estudio de formas fósiles y actuales en cuanto a implicaciones taxonómicas y filogenéticas. Los resultados más llamativos se pueden sintetizar como sigue:

26- Se propone una nueva taxonomía para los discoglósidos, con diagnosis de subfamilias, tribus y géneros, determinándose además un nuevo modelo filogenético, y los datos de temporalidad aproximados para el origen de todas las formas. Se hace notar además que es probable que en el futuro, mediante integración de datos no osteológicos, puedan elevarse las subfamilias a rango familiar.

27- Se acopla el registro fósil de los salamándridos al esquema cladístico basado en formas actuales de WAKE y ÖZETI (1969), deduciéndose una temporalidad en la diferenciación de las tribus claramente pre-terciaria.

28- Se discute y concluye que en el estado actual de nuestros conocimientos es conveniente aceptar a los Pelodytidae como familia independiente, siendo este grupo en cualquier caso claramente diferente, y no encuadrable, en los pelobatinos.

29- Se discute y acepta la taxonomía de ŠPINAR (1972) y ESTES (1970a) para los pelobátidos, a excepción de la inclusión de "Miopelobates", y proponiéndose una nueva derivación filogenética para el origen del género Pelobates.

30- Los restos fósiles de la familia Bufonidae en Europa indican que las tres especies actuales y sus antecesores inmediatos deben considerarse como inmigrantes independientes entre sí, y que no presentan cladogénesis alguna en el Terciario o Cuaternario europeo.

31- El género Hyla es un claro inmigrante, y carece de radiación supraespecífica en el Terciario o Cuaternario euro-

peo, por lo que los datos paleontológicos no contribuyen al esclarecimiento de su filogenia o taxonomía como familia.

32- En el estado actual de nuestros conocimientos, los datos paleontológicos parecen indicar que todo el registro fósil terciario de la familia Ranidae en Europa está compuesto de formas encuadrables en el grupo de especies de la actual Rana esculenta, por lo que tampoco en este caso es posible contribuir al esclarecimiento de la filogenia y taxonomía de esta familia.

F- Biogeografía.

33- Se discute y determina el área geográfica de origen y la temporalidad del evento para cada una de las familias, coincidiendo en general con las hipótesis elaboradas por SAVA-GE (1973), y mostrando la importancia de la deriva continental en la biogeografía de las familias modernas de anfibios.

34- Se establece para todas las formas fósiles o actuales de la fauna batracológica europea su status biogeográfico, con diversos límites de precisión. La batracofauna total es sistematizada en 6 grupos, con arreglo a su carácter autóctono o inmigrante en el Terciario, y en el último caso con arreglo a su área de procedencia.

35- Una comparación con las épocas de intercambio faunís-tico de Europa con otras regiones, determinadas con base en los mamíferos, y con los eventos paleogeográficos más relevan-tes del Terciario, permite establecer diversas hipótesis en cuanto a la edad de entrada en Europa de los diversos inmigran-tes. Se propone así la gran importancia de la "gran ruptura de Stehlin" (Oligoceno inferior-Oligoceno medio, límite) y del cierre definitivo del Mar de los Urales (Oligoceno terminal) como etapas alternativas de penetración de Bufonidae, Hylidae, Cryptobranchidae, Bombininae, y Pelobatinae. La entrada de la familia Ranidae se prueba que fué pre-oligocénica, aunque no se puede determinar actualmente su límite inferior. La sufami-

lia Eopelobatinae, siguiendo a ESTES (1970 a), se considera como un inmigrante procedente de Norteamérica en el Eoceno inferior. Los Hynobiidae son un componente añadido a una pequeña área de Europa en el Holoceno. Los restantes grupos se consideran autóctonos, al menos para el Terciario.

36- Se establece por medio de los batracios fósiles, en coincidencia con lo generalmente admitido para los mamíferos, un mínimo de 3 etapas de intercambio faunístico entre Europa y Africa durante el Neógeno y Cuaternario, datables en el Mioceno inferior, límite Mio-plioceno, y Pleistoceno inferior (o medio).

37- Se presenta evidencia a favor de la existencia de una regionalización en 3 bloques (de límites geográficos no determinados con precisión) de las faunas batracológicas durante el Mioceno superior y Plioceno. El grado de divergencia entre estos bloques, en el plano taxonómico, escasamente excede del actual entre Europa Septentrional, los Balcanes y la Península Ibérica.

38- Se prueba de forma consistente que la fauna europea actual, aún a nivel específico, es de gran antigüedad. Esto, unido a los lugares y épocas de hallazgo de diversos taxones de distribución hoy día relictas, permite calibrar los conceptos de "grado de endemismo" en algunas áreas de Europa, que es ciertamente menor del que generalmente se acepta, por lo que se rechazan hipótesis de esta índole que preconizan una diferenciación evolutiva supraespecífica en esas áreas ("centros secundarios de evolución).

39- Parece deducirse del análisis de las batracofaunas del Terciario europeo que los reemplazos faunísticos deben atribuirse preponderantemente a la migración o expansión del área de distribución, y no a evolución in situ. Se menciona además, sin entrar en discusión detallada, que la distribución actual de los batracios europeos es explicable en su mayor parte por causa de los cambios pleistocénicos.

40- Se concluye finalmente que el ritmo de evolución de

los batracios en el Terciario europeo es acusadamente braditélico, que las supuestas cladogénesis que aparecen en la literatura son meramente ficticias por carecer de validez real los taxa implicados, y que las líneas filogenéticas de estos anfibios presentan una sorprendente longevidad, como ya ha sido señalado en trabajos modernos para la herpetofauna norteamericana (TIHEN, 1964; ESTES, 1970b). La gran longevidad y la ausencia de radiaciones evolutivas constituyen dos características de los batracios nétamente diferenciales con respecto a los mamíferos, y que evidencian para el Terciario una clara diferencia entre las estrategias evolutivas de estas dos clases de vertebrados.

Es recomendable en este tipo de trabajos enumerar los problemas no resueltos. En el caso presente sin embargo, éstos son bastante más numerosos que los pocos detalles para los que ha podido establecerse, con mayor o menor confianza, algún tipo de modelo explicativo. Nos abstendremos por ello de relacionarlos en este capítulo, pues creemos que han quedado suficientemente planteados a lo largo del texto.

APÉNDICES I y II.

APÉNDICE I.
RESTOS DE ATRIBUCIÓN FAMILIAR DUDOSA.

Con el fin de completar las asociaciones batracológicas de los diversos yacimientos analizados, relacionamos en este apéndice aquellas formas cuya atribución familiar no puede establecerse con suficiente confianza.

.1- Ribesalbes (Castellón).

Edad: Ageniense (MN 1 ó 2).

Material: Colección Inst. Geológico y Minero de España.
Laja (1).

Descripción e interpretación.

Esta pieza, único resto conocido hasta el momento de anuro en la localidad, fué fotografiada y someramente descrita por SAMPELAYO y CINCÚNEGUI (1926). Como puede observarse en la lámina de la página siguiente, se trata únicamente del sector distal de las extremidades posteriores de un anuro. Con excepción de los paleobatrácidos (que presentan un notable alargamiento de los metatarsianos) o de los pelodítidos (con fusión total entre tibial y fibular), puede corresponder a otras muchas familias de anuros. Estos restos son sin embargo coincidentes en tamaño y morfología con los de Rana pueyoi, pero no es posible realizar atribución taxonómica alguna.

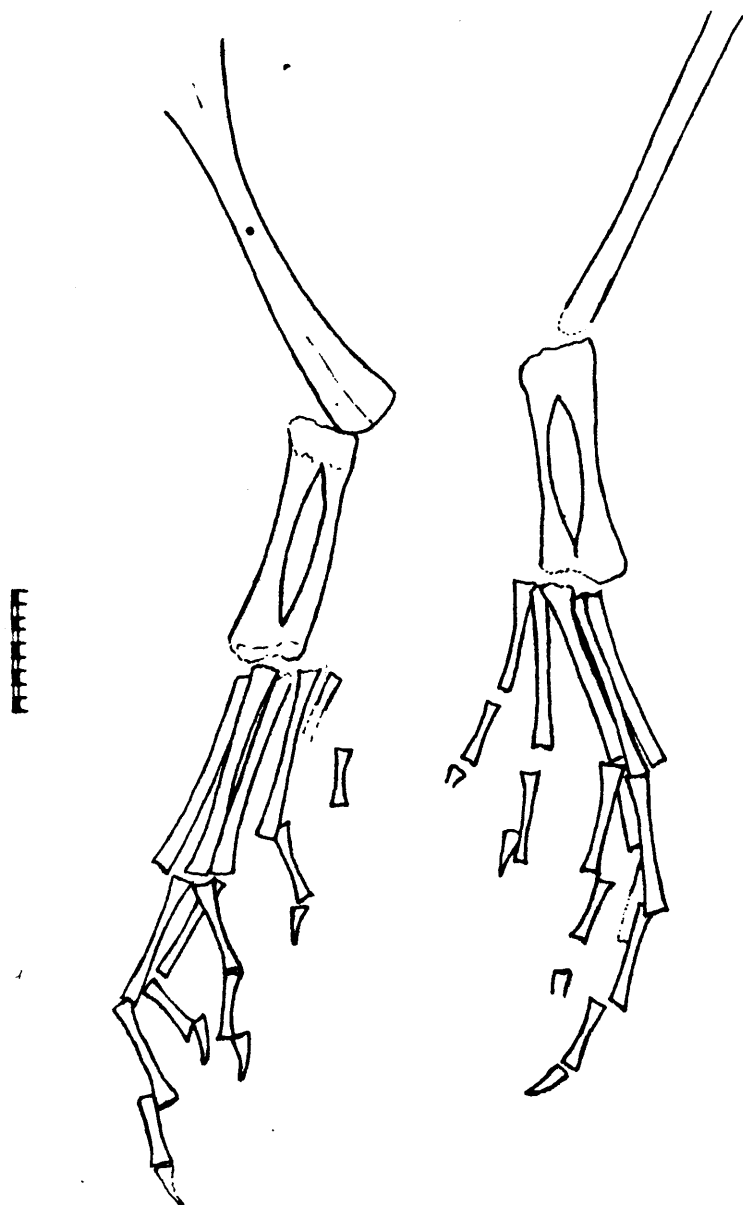
.2- Olocau (Valencia).

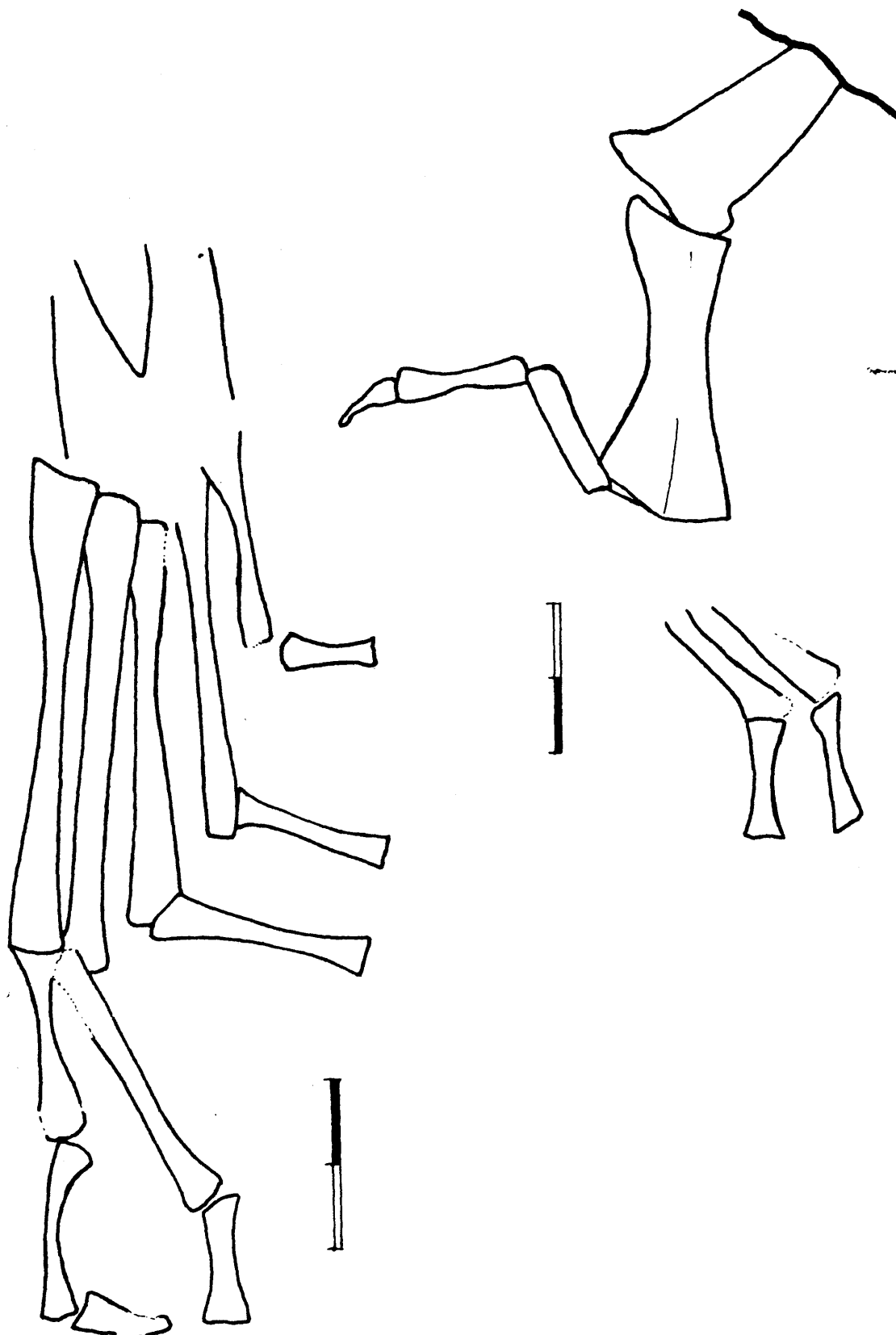
Edad: Ageniense (MN 1 ó 2).

Material: Colección Inst. "Lucas Mallada" (CSIC).
Laja (1).

Descripción e interpretación. (Lámina 2, pág. 794).

Se trata de una impresión de anuro de tamaño muy pequeño, pero que por desgracia no presenta reconocibles prácticamente

APÉNDICE I. LÁMINA I.

APÉNDICE I. LÁMINA 2.

ningún carácter de utilidad taxonómica, por lo que no puede ser atribuido a ninguna familia. Con todo, y como el anterior, se puede excluir con confianza su pertenencia a los Palaeobatrachidae y a los Pelodytidae.

.3- Elche de la Sierra (Albacete).

Edad: Probable Vallesienne (VILLALTA, com. pers.).

Material: Colección Inst. Lucas Mallada (CSIC).

Laja (1). (Localidad no precisada dentro del término municipal de Elche de la Sierra).

Colección J. F. DE VILLALTA.

Lajas (2). (Localidad: Pantano del Cenajo).

Interpretación.

Este material articulado está excesivamente deteriorado como para poder basar en él atribución taxonómica alguna. Por la morfología general, y en especial la ilíaca que puede observarse en el ejemplar del ILM, puede ser atribuido al género Rana.

Hemos de añadir sin embargo, que este yacimiento, por el tipo de matriz, puede llegar a ser uno de los más importantes de España en cuanto a batracología, y sería de gran interés el emprender excavaciones en esta localidad.

.4- Hellín (Albacete).

Edad: Desconocida. Quizás idéntica al anterior.

Material: Colección M. DÁVILA.

Laja (1).

Interpretación.

Esta pieza articulada, deficientemente conservada, puede atribuirse a la familia Salamandridae, pero no nos es posible asignar una atribución taxonómica más precisa.

.5- Torralba de Ribota (Zaragoza).

Edad: MN 4 b.

Material: Colección Universidad Estatal de Utrecht.
Húmero (1).

Descripción e interpretación.

Se trata únicamente de la región distal de un húmero derecho de anuro. Tamaño pequeño; eminentia capitata relativamente grande y bien esférica; epicóndilo ulnar bien desarrollado, aunque sin alcanzar el nivel distal de la eminentia. Presenta crista medialis; epicóndilo radial poco desarrollado, y crista lateralis sólo suscitadamente indicada. Existe, aunque poco desarrollada, una fossa cubitus ventralis.

Esta combinación de caracteres excluyen su pertenencia a cualquier familia de anuros conocida en el Terciario europeo a excepción de los discoglósidos (jóvenes) y de los pelodítidos. La distinción entre ambos, que estaría basada para este fragmento en la delimitación lateral o no de la fossa cubitus ventralis (abierta en Pelodytes), no es por desgracia observable.

.6- Bellver (Lérida).

Edad: Mioceno superior.

Material: Colección J. F. DE VILLALTA.
Laja (1).

Descripción e interpretación.

Se trata únicamente de un tibial-fibular de anuro aislado. Obviamente no es posible atribuir esta pieza a ninguna familia concreta, aunque puede excluirse su pertenencia a los pelodítidos.

.7- Alcoy (Alicante).

Edad: MN 13.

Material: Colección R. ADROVER.

Ilion IZQ (1).

Urostilo (1).

Frag. tibiofíbula (2).

Descripción e interpretación.

El único ilium conservado es un fragmento proximal algo rodado, y a falta de la mayor parte de la pars ascendens y de la pars descendens. Foseta supracetabular poco profunda; tuber superius moderadamente abultado y dirigido antero-posteriormente, muy poco hacia arriba; cresta dorsal desarrollada.

Ya nos hemos referido en el capítulo IV a la gran convergencia estructural existente en el ilion entre el género Discoglossus y algunas especies de Rana. El presente elemento ejemplifica esta problemática, pues debido a su estado de conservación se muestra como un caso límite cuya atribución a uno u otro género es dudosa. En la hipótesis de que se tratara de Rana, coincidiría con las especies del tipo II de ilia, especialmente por el tamaño y orientación del tuber superius con las actuales R. iberica, R. latastei, así como con juveniles de R. temporaria y R. dalmatina, pero no con R. esculenta ni con la mayoría de las formas del Mioceno ibérico. En la hipótesis de que fuera un Discoglossus, sería prácticamente indistinguible de la forma descrita en El Arquillo II.

El urostilo incuestionablemente no es de un discoglósido, careciendo de procesos transversos, y puede ser atribuido a Rana o a Bufo. Anchura máxima cotilar: 2.43; altura máxima cotilos: 1.11.

.8- Venta del Moro (Valencia).

Edad: MN 13.

Material: Colección Inst. "Lucas Mallada" (CSIC).
Ilion IZQ (1).

Interpretación.

Esta pieza es idéntica, incluido el grado de desgaste y tipo de roturas, a la descrita para Alcoy, y como aquella no puede discernirse su pertenencia inequívoca a Rana o a Disco-
glossus.

APÉNDICE 2.

MATERIAL OSTEOLÓGICO ACTUAL DE COMPARACIÓN.

La seguridad en la interpretación del registro fósil reside en gran parte en la documentación actual de que se dispone, especialmente en los casos en que existen formas vivientes taxonómicamente cercanas. En este apéndice se relacionan únicamente los esqueletos de especies utilizadas directamente en las secciones descriptivas, discusiones taxonómicas, o figuras de este trabajo. En adición a este material se han examinado otras formas de estas familias, no directamente implicadas en nuestra interpretación de los restos fósiles europeos, así como un miembro al menos de otras familias de anuros y urodelos.

El material procede de las colecciones del Museum of Comparative Zoology (Harvard University), American Museum of Natural History (Nueva York), San Diego State University (colección Etheridge), J. M. REY (Inst. "José de Acosta", C.S.I.C.) y la mia propia.

Entre paréntesis se indica el número de ejemplares. Un asterisco simboliza que se han examinado mayor número de elementos, procedentes de egagrópilas de Tyto alba, a fin de determinar la variabilidad de algunos rasgos osteológicos. Este último material ha sido ya detallado en el texto.

ASCAHIDAE.

Ascaphus truei (1).

BUFONIDAE (Sólo formas eurasiáticas y africanas).

Bufo angusticeps (1).

Bufo brauni (1).

Bufo bufo (4).

Bufo bufo gargarizans (1).

Bufo burmanus (1).

Bufo calamita (4).
Bufo cameronensis (1).
Bufo carens (1).
Bufo fenouelheti obtusum (1).
Bufo funereus (1).
Bufo gariepensis (2).
Bufo gutturalis (1).
Bufo himalayanus (1).
Bufo lenarii (1).
Bufo mauritanicus (1).
Bufo melanostictus (1).
Bufo regularis (2).
Bufo rosei (1).
Bufo steindachneri (1).
Bufo vertebralis (1).
Bufo viridis (7).
Nectophrynoides vivipara (1).
Pedostibes hosii (1).
Pseudobufo subasper (1).

DISCOGLOSSIDAE.

Alytes cisternasii (1).
Alytes obstetricans (5).
Barbourula busuangensis (1; únicamente el ilium).
Bombina bombina (1).
Bombina maxima (3) (sólo 1 ilium y 2 cráneos).
Bombina orientalis (5).
Bombina variegata (4).
Discoglossus pictus (2) (**).
Discoglossus sardus (3).

HYLIDAE.

Hyla arborea (2) (**).
Hyla meridionalis (1) (**).

MICROHYLIDAE.

Gastrophryne caroliensis (2).

Kaloula pulchra (4).

Uperodon globulosum (1).

PELOBATIDAE.

Pelobates cultripes (20) (**).

Pelobates fuscus (1).

Scaphiopus hammondi (1).

PELODYTIDAE.

Pelodytes punctatus (3) (**).

PHRYNOMERIDAE.

Phrynomerus bifasciatus (1).

PIPIDAE.

Xenopus laevis (2).

RANIDAE.

Rana arvalis (1).

Rana dalmatina (3).

Rana esculenta (2).

Rana iberica (2).

Rana ridibunda (2) (**).

Rana temporaria (4) (**).

RHINOPHRYNIDAE.

Rhinophrynus dorsalis (1).

SALAMANDRIDAE.

- Cynops ensicaudus (1).
Cynops pyrrhogaster (3).
Chioglossa lusitanica (1).
Euproctus asper (1).
Euproctus platycephalus (2).
Hypselotriton wolterstorffii (2).
Mertensiella caucasica (2).
Neurergus crocatus (1).
Notophthalmus viridescens (1).
Pachytriton brevipes (2).
Pleurodeles waltli (3).
Salamandra atra (6).
Salamandra salamandra (8).
Salamandrina terdigitata (1).
Paramesotriton chinensis (1).
Triturus alpestris (1).
Triturus boscai (1).
Triturus cristatus (2).
Triturus helveticus (2).
Triturus marmoratus (3).
Triturus montadoni (1).
Triturus vulgaris (1).
Tylototriton verrucosus (1).
Tylototriton andersoni (4).

BIBLIOGRAFÍA.

- ADROVER, R.
1975
"Principales yacimientos paleomastológicos de la provincia de Teruel y su posición estratigráfica relativa".
Trabajos sobre Neógeno-Cuaternario, I.L.M., Madrid.
4 : 31-48.

- ADROVER, R. y HUGUENEY, M.
1975
"Des rongeurs (Mammalia) africains dans une faune de l'Oligocène élevé de Majorque (Balears, Espagne)"
Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon (13, suppl.): 11-13.

- AGUIRRE, E.
1975
"División estratigráfica del Neógeno español".
Estudios Geológicos 31: 587-595.

- AGUIRRE, E. y ALBERDI, M.T. (Eds.).
1977
" Round-Table on Mastostratigraphy of the W. Mediterranean Neogene. Madrid 28-Sept./1-Oct."
Trabajos sobre Neógeno-Cuaternario, ILM, 7: 1-47.

- AGUIRRE, E.; BASABE, J.M. y TORRES, T.
1976
"Los fósiles humanos de Atapuerca (Burgos): Nota preliminar".
Zephyrus 26-27 : 498-511.

- AGUIRRE, E. y FUENTES, C.
1969
"Los vertebrados fósiles de Torralba y Ambrona".
Etudes sur le Quaternaire dans le Monde. VIII Congrès INQUA, París (aparece en 1971).

- AGUIRRE, E. y MORALES, J. (Eds.)
1974

"Coloquio internacional sobre biostratigrafía continental del Neógeno superior y Cuaternario inferior. Libro Guía". Secc. Paleontología Vertebrados y Humana, Inst. Lucas Mallada (C.S.I.C.), Madrid. 244 pp.

- ALBERDI, M.T.

1974

"Las faunas de Hipparion de los yacimientos españoles". Estudios geológicos 30: 189-212.

- ALBERDI, M.T.; HOYOS, M. y GARCIA, J.C.

En prensa.

"Estudio de la fauna y su situación en las cuevas del Congosto y de las figuras, Alcorto (Guadalajara)".

A aparecer en Speleon. (Consultado en ms.).

- ALMAÇA, C.

1971

"Le caractere particulier de la faune iberique (vertébrés terrestres)".

Bonner Zoologische Beiträge 22 (1/2): 90-100.

- ALTUNA, J.

1972

"Fauna de Mamíferos de los yacimientos prehistóricos de Guipuzcoa".

Munibe 24 (1-4): 1-464.

- AUFFENBERG, W.

1961

"A new genus of Fossil Salamander from North America".

American Midland Naturalist 66 (2): 456-465.

- AUFFENBERG, W. y GOIN, C.J.

1959

"The status of the Salamander Genera Scapherpeton and Hemitrypus of Cope.

Amer. Mus. Novitates (1979): 1-12.

- AXELROD, D.I.

1975

"Evolution and Biogeography of Madrean-Tethyan Sclerophyll Vegetation".

Ann. Missouri Bot. Garden 62: 280-334.

- BAIRD, D.

1970

"Type specimen of the Oligocene frog Zaphrissa eurypelis Cope, 1866".

Copeia (2): 384-385.

- BALCELLS, E.

1975

"Observaciones en el ciclo biológico de Anfibios de alta montaña y su interés en la detección del inicio de la estación vegetativa".

P. Centr. Pir. Biol. Exp. 7 (2): 55-153. Jaca (aparece en 1976).

- BALLMANN, P. y ADROVER, R.

1970

"Yacimiento paleontológico de la cueva de Son Bauzá (Mallorca)".

Acta Geológica Hispánica 5 (2): 58-62.

- BAŞOĞLU, M. y ZALOĞLU, S.

1964

"Morphological and Osteological studies in Pelobates syriacus from Izmir Region, Western Anatolia (Amphibia, Pelobatidae)".

Senck. biol. 45 (3/5): 233-242.

- BLAIR, W.F. (Ed).

1972

"Evolution in the Genus Bufo".

Univ. Texas Press, Austin & Londres. 459 pp.

- BOEKSCHOTEN, G.J. y SONDAAR, P.Y.
1972
"On the fossil Mammalia of Cyprus".
Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen;
Proceedings, Series B, 75 (4): 306-338.

- BOGART, J.P.
1972
"Karyotypes".
En W. F. BLAIR, "Evolution in the genus Bufo". Univ. of
Texas Press, Austin & Londres, : 171-195.

- BOLKAY, S.J.
1911
"On the Pleistocenic Predecessor of Rana fusca Rös."
Mitteil. Jahrb. König. Ungar. Geol. Reichsanst, Budapest,
19 (3): 155-160.

- 1913
"Additions to the fossil herpetology of Hungary from the
Pannonian and Praeglacial period".
ibid 21 (7): 217-230.

- 1919
"Osnove uporedne osteologije anurskih batrahija sa dodat
kom o porijeklu Anura i sa skicom naravnoga sistema istih".
Glasnik Zemaljskog Muzeja u Bosni i Hercegovini. 31 (4):
: 277-358.

- 1927
"Materialen zu einer vergleichenden Morphologie der Car-
pal- und Tarsalelement der Unterfamilie Salamandridae".
ibid 39 (1): 59-67.

- BONIS, L. de; CROCHET, J-Y.; RAGE, J-C.; SIGÉ, B.; SUDRE, J.,
y VIANEY-LIAUD, M.
1973
"Nouvelles faunes de Vertébrés oligocènes des phosphori-
tes du Quercy".
Bull. Mus. Nat. d'Hist. Natur., 3^a serie, (Sciences de la
Terre 28) (174): 105-113. París.

- BOULENGER, G.A.
1891
"On the Occurrence of Discoglossus in the Lower Miocene of Germany".
Ann. Mag. Nat. Hist. London, 6. serie :84-85.

- BRAME, A.H. Jr.
1967
"A list of the World's recent and fossil Salamanders".
Herpeton 2 (1): 1-26.

- 1972
"A new name for the fossil salamandrid Polysemia Meyer, 1860".
Herpeton 7 (1): 4-5.

- En prensa.
Catálogo del Orden Caudata a publicar en Das Thierreich.
(Consultado en ms.).

- BRATTSTROM, B.H.
1957
"The Phylogeny of the Salientia based on Skeletal Morphology".
Systematic Zoology 6 (2): 70-74.

- EBROIN, F de; BUFFETAUT, E.; KOENIGUER, J-C.; RAGE, J-C;
RUSSELL, D.; TAQUET, Ph.; VERGNAUD-GRAZZINI, C. y WENZ, S.
1974
"La faune de Vertébrés continentaux du gisement d'In Becceten (Sénouien du Niger)".
C. R. Acad. Sc. Paris. 279 (Série D): 469-472.

- BRUNNER, G.
1951
"Die kleine Teufelshöle bei Pottenstein (Obfr.)".
Abh. bayer. Akad. Wiss., Math-nat. Kl., München, n.f.
60: 38-83.

- 1954
"Das Fuchsloch Siegmannsbrunn (Oberfr.)".
Neues Jb. Geol. Pal., Abh. Stuttgart. 100 (1):83-118.
- 1956
"Nachtrag zur kleinen Teufelshöle bei Pottenstein (Oberfranken)".
ibid (2): 75-100.
- 1957
"Die Breitenberghöle bei Gossweinstein/Ofr.". ibid. : 352-378 y 385-403.
- BRUIJN, H. de.
1966a
"On the Pleistocene Gliridae (Mammalia, Rodentia) from Malta and Mallorca".
Koninkl. Nederl. Akademie van Wetenschappen, Amsterdam, Proceedings, series B, 69 (4): 480-496.
- 1966b
"On the Mammalian Fauna of the Hipparion-beds in the Calatayud-Teruel Basin (Prov. Zaragoza, Spain)".
ibid. 69 (3): 1-21.
- 1974
"Remarks on Daams' biometrical study of Pseudodryomys teeth from Early and Middle Miocene deposits in Spain".
ibid. 77 (3): 241-245.
- BRUIJN, H. de; DAWSON, M.R.; y MEIN, P.
1970
"Upper Pliocene Rodentia, Lagomorpha and Insectivora (Mammalia) from the Isle of Rhodes (Greece) I, II and III."
ibid. 73 (5): 535-584
- BRUIJN, H. de; MEIN, P.
1968
"On the Mammalian fauna of the Hipparion-beds in the Calatayud-Teruel Basin (Prov. Zaragoza, Spain). Part V, the Sciurinae.

ibid. 71 (1): 73-90.

- BRUIJN, H. de; y MOLTZER, J.G.

1974

"The Rodents from Rubielos de Mora; the first evidence of the existence of different Biotopes in the Early Miocene of Earstern Spain".

ibid. 77 (2): 129-145.

- BRUIJN, H. de; y RÜMKE, C.G.

1974

"On a peculiar mammalian association from the Miocene of Oschiri (Sardinia).I and II."

ibid. 77 (1): 46-79.

- COLOM, G.

1951

"Extraña distribución del Bufo viridis Laur."

Iberica (206), 2ª época :1-7.

- COPE, E.D.

1866

"On the Structures and Distribution of the Genera of the Arciferous Anura".

Journ. Acad. Nat. Sci. Philadelphia. 6 (2nd series):67-112.

- COSTA, O.G.

1851

"Addizioni ai Cenni intorno alle Scoperte fatte nel Regno riguardanti la Paleontologia".

Discurso leído en la Academia Pontaniana, 21-XII-1851.

Actas, : 11.

- 1861

"Paleontologia del Regno di Napoli. Parte III. Capitolo I: Rettili ed Anfibi".

Att. Acad. Pontaniana, Nápoles. 8: 5-50.

- CRUSAFONT, M. (Director)
1972
"Excavaciones y exploraciones".
Boletín informativo del Inst. Provincial de Paleontología
de Sabadell. 4 (4-5): 12-13.

- CRUSAFONT, M. y VILLALTA, J.F. de.
1952
"Sobre los pequeños reptiles y anfibios del Mioceno del
Vallés-Penedés".
Estudios Geológicos (16): 213-223.

- CRUSAFONT, M. y CASANOVAS, L.
1973
"Mammalia Tertiaria Hispaniae".
Fossilium Catalogus. I: Animalia. Pars 121, 198 pp.

- CHALINE, J.
1972
"Les Rongeurs du Pléistocene Moyen et supérieur de France".
Cahiers de Paléontologie. Editions du C.N.R.S., París. 410pp

- CHALINE, J.; BAUDVIN, H.; JAMMOT, D. y SAINT-GIRONDS, M.C.
1974
"Les Proies des rapaces (petits mammifères et leur envi-
ronnement)".
Doin, París. 141 pp.

- CHANTELL, Ch. J.
1970
"Upper Pliocene Frogs from Idaho".
Copeia 1970 (4): 654-664.

- CHAPA, T.
1975
"Magdalenense medio y superior de Cueto de la Mina (As-
turias)".
Bol. Estudios Asturianos (16): 755-780.

- DAAMS, R.
1974
"Pseudodryomys (Gliridae, Rodentia, Mammalia) from Early and Middle Miocene deposits in Spain".
Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, Proceedings, Series B. 77 (3): 201-240.

- 1976
"Miocene Rodents (Mammalia) from Cetina de Aragón (Prov. Zaragoza) and Buñol (Prov. Valencia), Spain".
ibid. 79 (3): 152-182.

- DAREVSKY, I.S.; DROZDOV, N.N. y ORLOVA, U.F.
1971
"New Data on the Geographical Distribution of Pelodytes caucasicus BOULENGER (Amphibia, Salientia)."
Vestnik Zoologii 1971 (3): 77-78.

- DECHEN, H. von.
1861
"Geognostischer Führer in das Siebengebirge am Rhein".
Henry & Cohen, Bonn.

- DEPERET, C.
1897
"Les animaux pliocenes du Roussillon".
Mém. Soc. géol. France. Paris. Mém. Paleontologie 3
(Anfibios : 172-173)

- D'ERASMO, G.
1914-15
"La fauna e l'età dei calcari a ittioliti di Pietraroia (Prov. di Benevento)".
Palaeontographia Italica 20: 29-86 y 21:59-112.

- DE STEFANO, G.
1903
"Sui Batraci Urodela delle Fosforiti del Quercy".
Boll. Soc. Geol. Italiana. 22 : 40-50

- DOLLO, L.
1884
"Note sur le Batracien de Bernissart".
Bull. Musée Royal d'Histoire Naturelle de Belgique.
3 (1): 85-96.

- DUELLMAN, W.E.
1970
"Hylid Frogs from Middle America".
Mus. of Natur. Hist., Univ. of Kansas; Monograph # 1; 753pp.

- EDWARDS, J.L.
1976
"Spinal Nerves and their Bearing on Salamander Phylogeny".
J. Morph. 148 : 305-328.

- ESTES, R.
1963
"Early Miocene Salamanders and Lizards from Florida".
Quart. Journ. Fla. Acad. Sciences. 26 (3): 234-256.

- 1964
"Fossil Vertebrates from the Late Cretaceous Lance Formation, eastern Wyoming".
Univ. California Public. Geol. Sciences 49: 1-180.

- 1965
"Fossil Salamanders and Salamander Origins".
Amer. Zoologist. 5 : 319-334.

- 1969 a
"The Batrachosauroididae and Scapherpetontidae, Late Cretaceous and Early Cenozoic Salamanders".
Copeia. 1969 (2): 225-234.

- 1969 b
"Prosirenidae, a New Family of Fossil Salamanders".
Nature 224 : 87-88.

- 1969 c
"The Fossil Record of Amphiumid Salamanders".
Breviora (322): 1-11.
- 1969 d
"A new fossil discoglossid frog from Montana and Wyoming".
Breviora. (328): 1-7.
- 1970 a
"New Fossil Pelobatid Frogs and a Review of the Genus Eope-
lobates."
Bull. Mus. Comparative Zoology. 139 (6): 293-340.
- 1970 b
"Origin of the Recent North America Lower Vertebrate Fau-
na: An inquiry into the fossil Record".
Forma et Functio 3 : 139-163.
- 1975a
"Lower Vertebrates from the Fort Union Formation, Late
Paleocene, Big Horn Basin, Wyoming".
Herpetologica 31 (4): 365-385.
- 1975 b
"Fossil Xenopus from the Paleocene of South America and
the Zoogeography of Pipid Frogs".
Herpetologica 31: 263-278.
- ESTES, R. y HOFFSTETTER, R.
1976
Batracología del Mioceno medio de La Grive (Francia). Con-
sultado en manuscrito. A aparecer en Bull. Mus. Nat. d'Hist.
Nat., Paris. en el volumen correspondiente a 1976.
- ESTES, R.; HECHT, M. y HOFFSTETTER, R.
1967
"Paleocene Amphibians from Cernay, France".
Amer. Mus. Novitates (2295): 1-25

- ESTES, R.; BERBERIAN, P. y MESZOELY, C.
1969
"Lower Vertebrates from the Late Cretaceous Hell Creek Formation, McCone County, Montana".
Breviora (337): 1-33.

- ESTES, R. y TIHEN, J.
1964
"Fossil Vertebrates from the Valentine Formation of Nebraska".
Amer. Midland Naturalist. 72: 453-472.

- ESTES, R. y WASSERSUG, R.
1963
"A Miocene Toad from Colombia, South America".
Breviora (193): 1-13.

- ESTES, R. y REIG, O.
1973
"The Early Record of Frogs: A Review of the Evidence".
En James L. Vial, Ed. "Evolutionary Biology of the Anurans"
Univ. Missouri Press (:11-63).

- FAHLBUSCH, V.
1976
"Report on the International Symposium on Mammalian Stratigraphy of the European Tertiary".
Newsl. Stratigr. 5 (2/3):160-167.

- FEJÉRVÁRY, G.J. von
1916
"Beitrage zur Kenntniss von Rana Mehelyi By".
Mitteil. Jahrb. der Königl. Ungar. Geol. Reichsanst 23:
: (6): 133-155.

- 1917
"Anoures fossiles des Couches préglaciaires de Püspökfürdő en Hongrie".
Földtani Közlemény, Budapest. 47: 141-172.

- 1921
 "Kritische Bemerkungen zur Osteologie, Phylogenie und Systematik der Anuren".
 Archiv für Naturgeschichte, Berlin. 87 (A, 3):1-30.

- FERNÁNDEZ MARRÓN, M.T.
 1971
 "Estudio paleoecológico y revisión sistemática de la flora fósil del Oligoceno español".
 Universidad Complutense de Madrid, Fac. de Ciencias (Secc. Biológicas). Serie A, N° 152, 177 pp.

- FERNANDEZ MARRON, M.T. y ALVAREZ RAMIS, C.
 1967
 "Contribución al estudio de las Gimnospermas fósiles del Oligoceno de Ribesalbes (Castellón)."
 Estudios Geológicos 23 : 155-161.

- FERNANDEZ RAPADO, R. y MALLO VIESCA, M.
 1965
 "Primera cata de sondeo en Cueva Oscura".
 Boletín del Inst. Estudios Asturianos. 19 (54):65-72.

- FILHOL, M.H.
 1876
 "Recherches sur les phosphorites du Quercy".
 Bibl. de l'Ecole des Hautes Etudes. Sec. Sci. Nat.
15 (4): 1-338.

- FISHER, R.A. y YATES, F.
 1963
 "Tablas Estadísticas para investigadores científicos".
 3ª edición. Aguilar S.A., Madrid. 131 pp.

- FRIANT, M.
 1960
 "Les Batraciens anoures. Caracteres osteologiques des Discoglossidae d'Europe".
 Acta Zoologica 41:113-139.

- FRANCIS, E.T.B.
1934
"The Anatomy of the Salamander".
Clarendon Press, Oxford 381 pp.
- GAUDIN, A.J.
1974
"An osteological Analysis of Holarctic Tree Frogs", Family
Hylidae".
Journ. of Herpetology. 8 (2): 141-152.
- GERVAIS, M.P.
1859
"Zoology et Paleontologie Francaises. Nouvelles recherches
sur les animaux vertébrés dont on trouve les ossements en-
fouis dans le sol de la France."
2^a Ed. Arthus Bertrand, París. 544 pp.
- GIL COLLADO, J.
1926
"Nota sobre algunos insectos fósiles de Ribesalbes (Cas-
tellón)".
Bol. Inst. Geológico de España 46(6):
- GOIN, C.J. y GOIN, O.B.
1962 y 1971
"Introduction to Herpetology"
2^a y 3^a Ed. W.H. Freeman, San Francisco. 339 y 353 pp.
- GOLPE, J.M.
1974
"Suiformes del Terciario español y sus yacimientos".
Paleontologia y Evolución, Sabadell. 2: 1-136.
- GORHAM, S.W.
1966
"Liste der rezenten Amphibien und Reptilien. Ascaphidae,
Leiopelmatidae, Pipidae, Discoglossidae, Pelobatidae, Lep-
todactylidae, Rhinophrynidae".

Das Tierreich 85: 1-222.

- GRIFFITHS, I.

1963

"The Phylogeny of the Salientia".

Biol. Rev. 38: 241-292.

- GULLÓN, A.

1971

"Introducción a la estadística aplicada".

Alhambra, Madrid. 219 pp.

- HAAS, G.

1968

"On the fauna of Ubeidiya"

Proceedings of the Israel Academy of Sciences and Humanities, Section of Sciences. (7): 1-14.

- HARTENBERGER, J-L.

1973

"Les Rongeurs de l'Eocène d'Europe. Leur évolution dans leur cadre biogéographique".

Bull. du Mus. Nat. d'Hist. Naturelle, Paris. (3^a serie)
(Sciences de la Terre 24) (132):49-70

- HECHT, M.K.

1962

"A reevaluation of the Early History of the Frogs. Part I".
Systematic Zoology 11 (1):39-44.

- 1963

"A reevaluation of the Early History of the Frogs. Part II",
ibid. 12 (1): 20-35.

- 1970

"The morphology of Eodiscoglossus, A complete Jurassic Frog".

Amer. Mus. Novitates. (2424): 1-17.

- HECHT, M.K. y EDWARDS, J.L.
1976
"The determination of parallel or monophyletic relationships: The Proteid Salamanders, a Test case".
Amererican Naturalist 110 (974): 52- (Consultado en pre-impresión).

- HECHT, M.K. y ESTES, R.
1960
"Fossil Amphibians from Quarry Nine".
Postilla, Yale Peabody Mus. Nat. Hist. 46: 1-19.

- HECHT, M.K. y HOFFSTETTER, R.
1962
"Note préliminaire sur les Amphibiens et les Squamates du Landénien supérieur et du Tongrien de Belgique".
Bull Inst. Royal des Sciences naturelles de Belgique.
38 (39): 1-30.

- HECHT, M.K.; HOFFSTETTER, R. y VERGNAUD-GRAZZINI, C.
1961
"Amphibiens".
En CHOBERT, G. et alii: "Le gisement de vertébrés mioce-
nes de Beni-Mellal (Maroc)." Notes & Mém. Serv. Géol. Ma-
roc, Rabat. (155): 103

- HENKEL, S. y KREBS, B.
1969
"Zwei Säugetier-unterkiefer aus der unteren Kreiden von
Uña (Prov. Cuenca, Spanien)".
Neues Jahrbuch f. Geologie und Paläontologie, Monatshefte
8: 449-463.

- HENNIG, W.
1966
"Phylogenetic Systematics".
Univ. of Illinois Press, Urbana. 263 pp.

- HERNANDEZ PACHECO, E.

1923

"La vida de nuestros antecesores paleolíticos según los resultados de las excavaciones en la caverna de La Paloma (Asturias)".

Com. Inv. Paleont. y Prehist., Madrid. (31): 1-39

- HERRE, W.

1935 a

"Die Schwanzlurche der mitteleocänen (oberlutetischen) Braunkohle des Geiseltales und die Phylogenie der Urodelen unter Einschluss der fossilen Formen".

Zoologica, Stuttgart 33 (87): 1-85.

- 1935 b

"Über Oligosemia spinosa NAVÁS, einem fossilen Schwanzlurch aus dem spanischen Tertiär".

Palaeontologische Zeitschrift 17 (1/2): 91-105.

- 1941

"Palaeopleurodeles hauffi nov. gen. nov. sp., ein fossiler Schwanlurch aus dem Miozän Süddeutschlands".

Zoologischer Anzeiger 134 (1/2): 1-17.

- 1949

"Neues Tatsachen zur Stammesgeschichte der Schwanzlurche".

Zoologische Jahrbücher. Jena (Syst.) 78: 217-236.

- 1950 a

"Schwanzlurche aus dem Paleocän von Walbeck".

Zoologischer Anzeiger, suplemento dedicado a Klatt Festschr. 145: 286-301.

- 1950 b

"Der derzeitige Stand unseres Wissens über dei fossilen Urodelen, zugleich einige Kritische Bemerkungen über Boomgardia salamandriformis v. Huene".

Neues Jahrb. f. Geol u. Paleont. (1): 19-25.

- 1955
 "Die Fauna der miozänen Spaltenfüllung von Neudorf a. d. March (CSR)."
 Österreich Akad. Wiss. math. nat. K., Abt.I. 164 (10):
 : 783-803.

- HERRE, W. y LUNAU, H.
 1950
 "Neue fossile Schwanzlurche aus dem Burdigalium".
 Neues Jahrb. Miner. Geol. Paläont., Monatshefte B. 8: 247-
 -252.

- HERRERA, C.M.
 1973
 "Regimen alimenticio de Tyto alba en España Sudoccidental".
 Ardeola. 19 (2): 359-394.

- HEYER, W. R.
 1975
 "A preliminary Analysis of the intrageneric Relationships
 of the Frog Family Leptodactylidae".
 Smithsonian Contributions to Zoology (199):1-55.

- HOFFSTETTER, R.
 1945
 "A propos de deux fossiles des Phosphorites du Quercy.
Enigmatosaurus Botti (G. de Stafano 1903) et Amphignatho-
don sp. J. Piveteau".
 Bull. Soc. Geol. France 15: 167-169.

- HOLMAN. J.A.
 1961
 "A new Hyliid Genus from the Lower Miocene of Florida".
 Copeia (3): 354-355.

- 1965
 "Early Miocene Anurans from Florida".
 Quart. Journ. Florida Academy of Sciences. 28 (1):68-82.

- 1967
 "Additional Miocene Anurans from Florida".
 Quart. Journ. Florida Academy of Sciences. 30(2):121-140.

- 1968
 "Lower Oligocene Amphibians from Saskatchewan".
 Quart. Journ. Florida Academy of Sciences 31(4):273-289.

- 1973
 "New Amphibians and Reptiles from Norden Bridge Fauna
 (Upper Miocene) of Nebraska".
 Michigan Academician. Papers of the Michigan Academy of
 Science, Arts and Letters. 6 (2): 149-163.

- 1974
 "Herpetofauna of the Wakeeney Local Fauna (Lower Pliocene:
 Clarendonian) of Trego County, Kansas".
 Univ. Michigan Papers on Paleontology # 12. Studies on
 Cenozoic Paleontology and Stratigraphy in honor of Claude
 Hibbart. : 49-66.

- HOWES, G.B.
 1886
 "On some abnormalities of the Frog's vertebral column.
Rana temporaria".
 Anat. Anz. Jena (1): 278-281.

- INGER, R.F.
 1972
 "Bufo of Eurasia".
 En W.F. BLAIR (Ed.) "Evolution in the genus Bufo". Univ.
 Texas Press, Austin & London. :102-118.

- JIMENEZ, E.
 1976
 "Quelonios fósiles de Venta del Moro (Valencia)".
 Trabajos sobre Neógeno-Cuaternario. I.L.M. (C.S.I.C.)
5: 117-128.

- KLUGE, A.G. y FARRIS, J.S.
1969
"Quantitative Phyletics and the Evolution of Anurans".
Systematic Zoology 18 (1): 1-32.

- KNOEPFFLER, L-PH.
1961
"Contribution a l'étude du genre Discoglossus (Amphibiens, Anoures)".
Thèses Faculté Sciences Univ. Paris. Série A, N° 932, N° d'ordre 956. 96 pp.

- KRETZOI, N.
1956
"Die Altpleistozänen Wirbeltierfauna des Villányer Gebirges".
Geologica Hungarica. 27: 131-264.

- 1965
"Die Amphibien aus der altpleistozänen Fundstelle Voigts-
tedt in Thüringen".
Paläontologische Abhandlungen, Abteilung A. 2 (2/3): 325-
-333.

- KUHN, O.
1938
"Anura".
Fossilium Catalogus. I Animalia. Pars 84: 1-26.

- 1941
"Die Eocänen Anura aus dem Geiseltale".
Nova Acta Leopoldina N.F. 10 (71): 345-376.

- 1960
"Amphibia IV. Anuromorpha".
Fossilium Catalogus. I Animalia. Pars 97: 121-141.

- 1962
"Die vorzeitlichen Frösche und Salamander, ihre Gattungen

und Familien".

Jh. Ver. Vaterl. Naturkde. Württemberg., Stuttgart. 117:
:327-371.

- 1971
"Die Amphibien und Reptilien des deutschen Tertiärs und Diluviums".
Verlag Gebr. Geiselberges. Altötting. 91 pp.
- LAMOTTE, M.
1965
"Estadística biológica. Principios fundamentales".
Toray-Masson SA., Barcelona. 163 pp.
- LARTET, E.
1851
"Notice sur la Colline de Sansan" (Anfibios y Reptiles)
J.A. Portes, Auch. :38-42.
- LEUCI, G.
1971
"Nuove vedute stratigrafiche e Paleontologiche sull'ittio fauna di Castellammare e Pietraroia".
Università Degli Studi di Napoli, Facoltà di Scienze, Tesi di Laurea. 138 pp.
- LIU, Ch-Ch.
1950
"Amphibians of Western China".
Fieldiana Zoological Mem., Chicago Nat. Hist. Mus.
2 : 1-400.
- LÓPEZ, N.
1972
"Los micromamíferos del Cuaternario de Rincón de la Victoria".
B. R. Soc. Española Hist. Nat. (Geol). 70: 223-233.

- LÓPEZ, N. y THALER, L.
1974
"Sur le plus ancien lagomorphe européen et la "grande coupure" oligocène de Stehlin".
Palaeovertebrata, Montpellier. 6 (3-4): 243-251.

- LÓPEZ, N.; MICHAUX, J. y VILLALTA, J.F. de.
1976
"Rongeurs et Lagomorphes de Bagur 2 (Province de Gérone, Espagne), Nouveau remplissage de fissure du début du Pléistocene Moyen".
Acta Geológica Hispánica 11 (2): 46-54.

- LYDEKKER, R.
1890
"Catalogue of the Fossil Reptilia and Amphibia in the British Museum (Natural History). Part IV".
Tr. of the B. M. (N. H.), Londres. 295 pp.

- LYNCH, J.D.
1971
"Evolutionary Relationships, Osteology, and Zoogeography of Leptodactyloid Frogs".
Univ. of Kansas Mus. of Nat. Hist. Miscellaneous Publication N° 53, Lawrence. 238 pp.

- 1973
"The Transition from Archaic to Advanced Frogs".
En J.L. VIAL (Ed.), "Evolutionary Biology of the Anurans"
Univ. Missouri Press, Columbia. :133-182.

- MADEJ, Z.
1965
"Variations in the sacral region of the spine in Bombina bombina (Linnaeus, 1761) and Bombina variegata (Linnaeus, 1758) (Salientia, Discoglossidae)".
Acta Biologica Cracoviensia, Series Zoologia. 8:185-197.

- MARTIN, R.F.
1972
"Evidence from Osteology".
En W.F. BLAIR, Ed. "Evolution in the Genus Bufo". Univ.
Texas Press., Austin & Londres. :37-70.
- MAYR, E.
1974
"Cladistic analysis or Cladistic classification".
Z. Zool. Syst. Evolut.-Forsch. 12: 94-128. (Consultado
en traducción manuscrita del mismo autor al inglés).
- MCKENNA, M.C.
1975
"Towards a Phylogenetic Classification of the Mammalia".
En W.P. LUCKETT y F.S. SZALAY (Eds), "Phylogeny of the
Primates". Plenum Publishing Corp. , Nueva York. :21-46.
- MEIN, P.
1975
"Biozonation du Neogene Mediterraneen a partir des Mammi
feres".
Proceedings of the Vith Congress. Bratislava. Reg. Comm.
Medit. Neogene Strat. : 18.
- MELENDEZ, B.
1946
"Contribución al estudio de la flora fósil del Mioceno de
Libros (Teruel)."
Anales Jardín Botánico de Madrid. 6 (1).
- 1953
"Paleontología española".
Estudios geológicos. 9 (17): 113-134.
- MENDELSSOHN, H. y STEINITZ, H.
1943
"A new Frog from Palestine".

Copeia (4): 231-233.

- MENENDEZ AMOR, J.

1955

"La depresión Ceretana española y sus vegetales fósiles. Característica fitopatológica del Neógeno de la Cerdaña española".

Mem. Real. Acad. Ciencias Exactas, Físicas y Naturales de Madrid (Sec. C. Naturales). Vol. 18.

- MERTENS, R. y WERMUTH, H.

1960

"Die Amphibien und Reptilien Europas. (Dritte List)."

Waldemar Kramer. Frankfurt am Main. 264 pp.

- MESZOELY, C.

1966

"North American Fossil Cryptobranchid Salamanders".

Am. Midland Naturalist. 75 (2): 495-515.

- MEYER, H. von

1843

Sin título.

N. Jahrb. Min. Geog. Geol. und Petr.-Kunde., Stuttgart.
: 580.

- 1845

"Zur Fauna der Vorwelt. Fossile Säugetiere, Vögel und Reptilien aus dem Molasse Mergen von Oeningen".

H. Keffer Ed. Frankfurt am Main. (Anfibios): 18-28.

- 1860 a

"Frösche aus Tertiär-Gebilden Deutschland's".

Palaeontographica, Cassel. 7 (3) : 123-182.

- 1860 b

"Salamandrinen aus der Braunkohle am Rhein und in Böhmen".

Palaeontographica, Cassel. 7 (2): 47-73.

- 1863
"Heliarchon furcillatus, ein Batrachier aus der Braun-
kohle von Rott im Siebengebirge".
 Palaeontographica 10 (6): 292-298.

- MLYNARSKI, M.
 1960
 "Pliocene Amphibians and Reptiles from Rebielice Królew-
 kie (Poland)".
 Acta Zoologica Cracoviensia 5 (4): 131-153.

- 1961
 "Plazy (Amphibia) z Pliocenu Polski".
 Acta Palaeontologica Polonica. 6 (3): 261-282.

- 1962
 "Notes on the Amphibian and Reptilian Fauna of the Polish
 Pliocene and Early Pleistocene".
 Acta Zoologica Cracoviensia. 7 (11): 177-194.

- 1976
"Discoglossus giganteus WETTSTEIN-WESTERHEIMB, 1955 (Dis-
coglossidae, Anura) from the Miocene of Przeworno in Sile
sia".
ibid. 21 (1): 1-12.

- MORALES, J. y AGUIRRE, E.
 1976
 "Carnívoros de Venta del Moro".
 Trabajos sobre Neógeno-Guaternario. I.L.M. (C.S.I.C.)
5: 31-82.

- NAVÁS, L.
 1922 a
 "Algunos fósiles de Libros (Teruel)".
 Bol. Soc. Iberica de Ciencias Naturales, Zaragoza. 21 (4):
 : 52-61.

- 1922 b
"Algunos fósiles de Libros (Teruel). Adiciones y Correcciones".
ibid. 21: 172-174.
- NEMEC, Z
1972
"Osteology of isolated Anuran bones from Stranská near Brno (Lower Quaternary)".
Anthropos. Studia Musei Moraviae. 20 (N.S. 12): 21-33.
- NEVO, E. y ESTES, R.
1969
"Ramonellus longispinus, an Early Salamander from Israel".
Copeia. (3): 540-547.
- NICHOLS, G.E.
1915
"A note on the urostyle (os coccygeum) of the anurous Amphibia".
Proc. Zool. Soc. London. : 239-242.
- NOBLE, G.K.
1922
"The Phylogeny of the Salientia I. The Osteology and Thigh musculature; their bearing on classification and Phylogeny".
Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 46 (1): 1-87.
- 1924
"A new spadefoot toad from the Oligocene of Mongolia with a summary of the evolution of the Pelobatidae".
Amer. Mus. Novitates (132): 1-15.
- 1928
"Two New Fossil Amphibia of Zoogeographic importance from the Miocene of Europe".
Americam Mus. Novitates. (303): 1-13.
- 1931

"The Biology of the Amphibia".

Reimpresión 1955, Dover Publ. Nueva York. 577 pp.

- ÖZETI, N.

1967

"The Morphology of the Salamander Mertensiella luschani (Steindachner) and the Relationships of Mertensiella and Salamandra".

Copeia. (2): 287-298.

- PARKER, H.W.

1929

"Two Fossil Frogs from the Lower Miocene of Europe".

Ann. Mag. Nat. Hist., Londres, 4 (10): 270-281.

- PASTEUR, G.

1958

"Sur la systématique des espèces du genre Pleurodeles (Salamandridés)."

Bull. Soc. Sci. Nat. Phys. Maroc. 38 (3):157-165.

- PASTEUR, G. y BONS, J.

1959

"Les Batraciens du Maroc".

Travaux de l'Institut Scientifique Chérifien (Ser. Zoologique). (17): 1-241.

- PIVETEAU, J.

1937

"Un amphibien du Trias inférieur. Essai sur l'origine et l'évolution des amphibiens anoures".

Annls. Paléont. 26: 135-177.

- 1955

"Traité de Paleontologie. Tome V".

Masson et cie. Paris. 1113 pp.

- POMEL, M.

1853

"Catalogue méthodique et descriptif des vertébrés fossiles découverts dans le bassin hydrographique supérieur de la Loire, et surtout dans la vallée de son affluent principal, l'Allier".

J-B. Bailliere, Paris. (Anf. : 132).

- POMEROL, Ch.

1973

"Stratigraphie et Paléogéographie. Ere Cénozoïque".

Doin, Paris, 269 pp.

- 1975

"Stratigraphie et Paléogéographie. Ere Mésozoïque".

Doin, Paris. 383 pp.

- RAGE, J-C.

1972

"Les Amphibiens et les Reptiles du Gisement des Abimes de la Fage".

Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon. (10): 79-90.

- 1974

"Les Batraciens des Gisements Quaternaires Europeens, Determination osteologique".

Bull. Soc. Linneenne de Lyon. 43 (8): 276-289.

- RAGE, J.C. y SEN, S.

1976

"Les amphibiens et les reptiles du Pliocene supérieur de Calta (Turquie).

Géologie méditerranéenne 3 (2): 127-134.

- RAGE, J-C. y VERGNAUD-GRAZZINI, C.

1972

"Position systématique de Diplopelturus ruscinensis Depéret (Amphibia, Anura)."

Bull. Mus. Nat. d'Hist. Nat. (3^a serie). (Sciences de la Terre 12). (73): 83-88.

- RAVEN, P. y AXELROD, D.
1974
"Angiosperm biogeography and past continental movements".
Ann. Missouri Botanical Garden. 61: 539-673.

- REISE, H.
1892
"Beitrag zur Anatomie des Tylototriton verrucosus".
Zool. Jahrb. Anat. 5 : 99-154.

- RITLAND, R.M.
1955 a
"Studies on the Post-cranial morphology of Ascaphus truei.
I. Skeleton and Spinal nerves".
Journal of Morphology. 97 (1): 119-177.

- 1955 b
"Studies on the Postcranial morphology of Ascaphus truei.
II. Myology".
Ibid. 97 (2): 215-282.

- ROMER, A.S.
1966
"Vertebrate Paleontology".
The Univ. of Chicago Press. Chicago & London. 3^a Ed. 468 pp.

- ROYO, J.
1922
Recensión de "NAVÁS, 1922, Algunos fósiles de Libros (Teruel)".
Bol. R. S. Española Hist. Nat. 22: 305.

- RUIZ CARRANZA, P.M. y HERNANDEZ CAMACHO, J.I.
1976
"Osornophryne, género nuevo de anfibios bufónidos de Colombia y Ecuador".
Cadalsia 11 (54): 93-148.

- RÜMKE, C.G.

1974

"A new Desmanella species (Talpidae, Insectivora) from the Turolian of Concud and Los Mansuetos (Prov. Teruel, Spain)."

Koninkl. Nederl. Akad. van Wetenschappen, Amsterdam; Proc. ser. B 77 (4): 359-374.

- SALTHER, S.N. y KAPLAN, N.O.

1966

"Immunology and rates of enzyme evolution in the Amphibia in relation to the origins of certain Taxa".

Evolution 20: 603-616.

- SALVADOR, A.

1974

"Guía de los Anfibios y Reptiles españoles".

Inst. Nac. para la Conservación de la Naturaleza, Madrid. 282 pp.

- SAMPELAYO, P. Hndz. y CINCÚNEGUI, M.

1926.

"Cuenca de esquistos bituminosos de Ribesalbes (Castellón).

Bol. Inst. Geológico de España. 46 (6)

- SANCHÍZ, F.B. y PÉREZ, P.J.

1974

"Frecuencia de anomalías óseas en la población de Discoglossus pictus (Anura, Discoglossidae) de Campos (Asturias).

Bol. Estación Central de Ecología, Madrid. 3 (6):69-77.

- SANTONJA, M.; LÓPEZ, N.; SANCHÍZ, F.B. y PÉREZ, A.

En prensa.

"Sitios de ocupación achelense en el valle del Jarama (Arganda, Madrid, España). Campaña de 1976. Resultados preliminares."

Noticiario Arqueológico Hispánico. Madrid.

- SASSERNÓ, A.
1889
"Ricerche intorno alla struttura della colonna vertebrale del Genere Bombinator."
Atti. Accad. Sci. Turin. 24 (2): 703-718.

- SAVAGE, J.A.
1973
"The Geographic Distribution of Frogs: Patterns and Predictions".
En J.L. VIAL, Ed. "Evolutionary Biology of the Anurans"
Univ. Missouri Press, Columbia. :351-445.

- SCHAEFFER, B.
1949
"Anurans from the Early Tertiary of Patagonia".
Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 93 (2): 41-68.

- SCHIØTZ, A.
1973
"Evolution of Anuran Mating Calls. Ecological Aspects."
En J.L. VIAL (Ed). "Evolutionary Biology of the Anurans"
Univ. Missouri Press, Columbia. : 311-319.

- SCHLOSSER, M.
1924
"Tertiary Vertebrates from Mongolia".
Palaeontologia Sinica (Series C) 1 (1): 1-119.

- SEIFFERT, J. von
1969 a
"Sternalelement (Omosternum) eines mitteljurassischen Anuren von SE-Aveyron/ Südfrankreich".
Z. f. Zool. Systematik u. Evolutionsforschung 7 (2):145-153.

1969 b.
"Urodelen-Atlas aus dem Obersten Bajocien von SE-Aveyron (Südfrankreich)".

Paläont. Z. 43 " 32-36.

- 1972
 "Ein Vorläufer der Froschfamilien Palaeobatrachidae und Ranidae im Grenzbereich Jura-Kreide".
 N. Jahrb. Geol. Paläont. Mh. (2): 120-131.

- SOKAL, R.R. y SNEATH, P.H.A.
 1963
 "Principles of numerical Taxonomy".
 W. H. Freeman. San Francisco. 359 pp.

- SOLER, I. 1950
 "On the Status of the family Desmognathidae (Amphibia, Caudata)".
 The Univ. of Kansas Sci. Bull. 33 (2): 459-477.

- SORIA, D. y AGUIRRE, E.
 1976
 "El cáñido de Layna: Revisión de los Nyctereutes fósiles".
 Trabajos sobre Neógeno-Cuaternario. I.L.M. (C.S.I.C.),
 Madrid. 5 : 83-115.

- SORIA, D. y MORALES, J.
 1976
 "Hallazgo de un Ursido en el yacimiento de Layna (Soria)".
Ibid. 5 : 129-139.

- ŠPINAR, Z.V.
 1966
 "Some further results of the study of Tertiary frogs in Czechoslovakia".
 Casopis pro Mineralogii a geologii. 11(4):431-440.

- 1972
 "Tertiary Frogs from Central Europe".
 D.W. Junk, La Haya y Academia, Praga. 286 pp.

- 1973
 "New findings on the osteology and nomenclature of some

representatives of the family Palaeobatrachidae Cope, 1865 (Anura)".

Casopis pro mineralogii a geologii. 18(4): 393-398.

- 1975 a

"Miopelobates fejfari n. sp., a new representative of the family Pelobatidae (Anura) from the Miocene of Czechoslovakia".

Vestnik Ustredniho ustavu geologického 50: 41-45.

- 1975 b

"A new representative of the genus Neusibatrachus Seiffert, 1972 (Anura) from the Miocene at Devínska Nová Ves and some considerations on its phylogeny".

Casopis pro mineralogii a geologii 20(1):59-68.

- 1976 a

"Endolymphatic sacs and dorsal endocranial pattern: Their significance for systematics and phylogeny of frogs".

Vestnik Ustredniho ustavu geologického 51 : 285-290.

- 1976 b

"The hyoid apparatus and vomers in palaeobatrachids (Anura)".

Ibid. 51:179-183.

- 1976 c

"Opisthocoelellus hessi, a new species of the family Bombinidae Fitzinger, 1826, from the Oligomiocene of Czechoslovakia".

Sbornik geologických ved. Paleontologie. (18):53-67.

- STEINER, H.

1950

"Die Differenzierung der paläarktischen Salamandriden. während des Pleistozäns".

Rev. Suisse Zool. 57 (29): 590-603.

- STEWARD, J.W.
1969
"The Tailed Amphibians of Europe".
David & Charles, Newton Abbot (U.K.) 180 pp.

- TANDY, M. y KEITH, R.
1973
"Bufo of Africa".
En W.F. BLAIR "Evolution in the Genus Bufo", Univ. Texas
Press., Austin & London. : 119-170.

- TAYLOR, E.H.
1941
"A new anuran from the middle Miocene of Nevada".
Univ. Kansas Sci. Bull. 27: 61-69.

- 1962
"The Amphibian Fauna of Thailand".
Ibid. 43 (8): 265-599.

- TERENT'EV, P.V.
"Herpetology. A manual on Amphibians and Reptiles".
Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem.
313 pp.
1965

- THORN, R.
1968
"Les Salamandres d'Europe, d'Asie et d'Afrique du Nord".
Paul Lechevalier, Paris. 373 pp.

- TIHEN, J.A.
1951
"Anuran Remains from the Miocene of Florida, with the Des
cription of a New species of Bufo".
Copeia. (3): 230-235.

- 1955
"A new Pliocene Species of Ambystoma, with Remarks on
other fossil Ambystomids".

Contributions from the Museum of Paleontology, University of Michigan. 12 (11): 229-244.

- 1960 a
"On Neoscaphiopus and other Pliocene Pelobatid Frogs".
Copeia. (2): 89-94.
- 1960 b
" Two New Genera of African Bufonids, with Remarks on the
Phylogeny of Related Genera".
Copeia. (3): 225-233.
- 1962 a
"A Review of New World Fossil Bufonids".
American Midland Naturalist. 68 (1): 1-50.
- 1962 b
"Osteological observations on New World Bufo".
Ibid. 67 (1): 157-183.
- 1964
"Tertiary changes in the herpetofaunas of temperate North
America".
Senck. biol., Frankfurt am Main. 45 (3/4): 265-279.
- 1965
"Evolutionary Trends in Frogs".
Amer. Zoologist. 5: 309-318.
- 1972
"The fossil Record".
En W.F. BLAIR, Ed. "Evolution in the genus Bufo". Univ,
Texas Press, Austin & London. : 8-13.
- 1974
"Two new North American Miocene Salamandrids".
Journal of Herpetology. 8 (3): 211-218.
- TRUEB, L.
1973

"Bones, Frogs, and Evolution".

En J.L. VIAL Ed. "Evolutionary Biology of the Anurans".

Univ. Missouri Press, Columbia. : 65-132.

- TSCHUDI, J.J.

1837

"Classification der Batrachier, mit Berücksichtigung der Fossilen Thiere dieser Abtheilung der Reptilien".

Mémoires de la Société des Sciences Naturelles de Neuchâtel. 2: 1-100. (Aparece en 1839).

- UTTENDÖRFER, O.

1952

"Neue Ergebnisse über die Ernährung der Greifvögel und Eulen".

Verlag. Eugen., Stuttgart.

- VAN DER WEERD, A.

1976

"Rodent Faunas of the Mio-Pliocene Continental Sediments of the Teruel-Alfambra Region, Spain".

Utrecht Micropaleontological Bull. Special Publications. (2): 1-218.

- VAN FRANK. R.

1955

"Palaeotaricha oligocenica, New Genus and Species, an Oligocene Salamander from Oregon".

Breviora. (45): 1-12.

- VAN VALEN, L.

1974

"A natural Model for the Origin of some Higher taxa".

Journal of Herpetology. 8 (2): 109-121.

- VEGA DEL SELLA, Conde de la

1916

"Paleolítico de Cueto de la Mina (Asturias)".

Comisión de Invest. Paleontológicas y Prehistóricas, Madrid, (13): 1-94.

- VERGNAUD-GRAZZINI, C.

1966

"Les Amphibiens du Miocene de Beni-Mellal".

Notes du Service géologique du Maroc. 27:43-74. (Notes et mémoires 198).

- 1970

"Les Amphibiens fossiles du Gisement d'Arondelli".

Palaeontographia Italica 66 (Nueva serie 36):47-65.

- 1974

Ver BROIN et alii.

- VERGNAUD-GRAZZINI, C. y HOFFSTETTER, R.

1972

"Presence de Palaeobatrachidae (Anura) dans des gisements tertiaires français. Caracterisation, distribution et affinités de la famille".

Palaeovertebrata. Montpellier. 5 (4): 157-177.

- VERGNAUD-GRAZZINI, C. y MLYNARSKI, M.

1969

"Position systematique du genre Pliobatrachus Fejérváry, 1917".

C. R. S. Acad. des Sciences. 268: 2399-2402.

- VERGNAUD-GRAZZINI, C. y WENZ, S.

1975

"Les Discoglossidés du Jurassique supérieur du Montsech (Province de Lérida, Espagne)".

Ann. Paléontologie (Vertebrés). 61 (1): 19-36.

- VIDAL, L.M.

1902

"Nota sobre la presencia del tramo kimeridgense en el Mont

sech (Lérida) y hallazgo de un batracio en sus hiladas".
Mem. R. Acad. Cienc. Barcelona. 4: 263.

- VILLALTA, J. F. de

1962

"Un yacimiento villafranquiense en las Islas Medas (Prov. de Gerona)".

Actes du Quatrieme Congres International d'Etudes Pyreneen
nes. : 129-131.

- YOUNG, Ch.Ch.

1965

"On the first occurrence of the fossil Salamanders from the Upper Miocene of Shantung, China".

Acta Paleontologica Sinica. 13 (3): 455-459.

- YULE, G.U. y KENDALL, M.G.

1967

"Introducción a la estadística matemática".

Aguilar, Madrid. 5^a Ed. 740 pp.

- WAKE, D.B.

1963

"Comparative Osteology of the Plethodontid Salamander Genus Aneides".

Journal of Morphology. 113 (1): 77-118.

- 1966

"Comparative Osteology and Evolution of the lungless salamanders, family Plethodontidae".

Memoirs of the Southern California Academy of Sciences.

4 : 1-111.

- WAKE, D.B. y ÖZETI, N.

1969

"Evolutionary Relationships in the Family Salamandridae".

Copeia. (1): 124-137.

- WALDREN, W.

1972

"Determinación de la edad por medio del C^{14} ".
 Bol. Soc. Hist. Nat. de Baleares. 17: 34-50.

- WEITZEL, K. von

1938

"Propelodytes wagneri n. g. n. sp., ein Frosch aus dem Mitteleocän von Messel".

Notizblatt, Hessisch. Geol. Landesanst. 19 (5): 42-46.

- WESTPHAL, F.

1958

"Die Tertiären und Rezenten Eurasiatischen Riesensalamander (Genus Andrias, Urodela, Amphibia)."

Palaeontographica 110 (A): 20-92.

- 1967

"Erster Nachweis des Riesensalamanders (Andrias, Urodela, Amphibia) im europäischen Jungpliozän".

Neues Jb. Geol. Paläont. Mh. (2): 67-73.

- 1970

"Neue Riesensalamander-Funde (Andrias, Amphibia) aus der Oberen Süßwassermolasse von Wartenberg in Bayern".

Mitt. Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol. 10:253-260.

- WETTSTEIN-WESTERSHEIM, O.

1955

"Die Fauna der miozänen Spaltenfüllung von Neudorf a. d. March (CSR). Amphibia (Anura) et Reptilia."

Sitzungsberichte der Osterr. Akademie der Wissenschaften, Mathem.-naturw. Kl. 164 (10): 801-815.

- WIEDERSHEIM, R.

1875

"Salamandrina perspicillata und Geotriton fuscus"

Genua. 207 pp.

- WOLFE, J.A.

1975

"Some aspects of plant Geography of the Northern Hemisphere during the Late Cretaceous and Tertiary".

Ann. Missouri Bot. Garden. 62: 261-279.

- WOLTERSTORFF, W.

1886-87

"Über fossile Frösche insbesondere das Genus Palaeobatrachus. I y II."

Jahrb. Naturwiss. ver. Magdeburg. (1885):1-82 y (1886):3-81.

- 1929

"Über fossile Frösche aus der Papierkohle von Burgbrohl (Laacher See)",

Jahrb. Preuss. Geol. Landesant. 49 (2): 918-932.

- WORTHINGTON, R.D. y WAKE, D.B.

1972

"Patterns of Regional Variation in the vertebral column of terrestrial salamanders".

Journal of Morphology 137 (3): 257-278.

- ZITTEL, K.

1893

"Traité de Paléontologie. Tome III".

París 893 pp. (Traducción del original alemán, 1887-90, Munchen y Leipzig.

- ZUG, G.R.

1972

"Anuran Locomotion: Structure and Function I. Preliminary observations on relation between Jumping and Osteometrics of Appendicular and postaxial Skeleton".

Copeia. (4): 613-624.

- ZWEIFEL, R.G.

1956

"Two Pelobatid Frogs from the Tertiary of North America and their Relationships to fossil and Recent Forms".

Amer. Mus. Novitates. (1762): 1-45.

BIBLIOGRAFÍA. ADDENDA.

- CHANTELL, Ch.J.

1965

"A Lower Miocene Acris (Amphibia; Hylidae) from Colorado"
Journ. of Paleontology. 39 (3): 507-508.

- NEVO, E.

1968

"Pipids Frogs from the Early Cretaceous of Israel and
Pipid Evolution".

Bull. Mus. Comp. Zool. 136 (8): 255-318.

- TOBIEN, H.

1974

"Zur Gebisstruktur, Systematik und Evolution der Genera
Amphilagus und Titanomys (Lagomorpha, Mammalia) aus eini-
gen Vorkommen in jüngeren Tertiär Mittel- und Westeuropas".
Mainzer geowiss. Mitt., Mainz. 3 : 95-214.

EXPLICACIÓN DE LAS
LÁMINAS FOTOGRÁFICAS.

LÁMINA F 1.Baleaphryne muletensis. Cueva Muleta (Mallorca).

- 1 y 2- Húmero izquierdo. Paratipo. Sector X (200-300 cm).
Norma ventral y lateral.
- 3- Tibiofíbula izquierda. Sector X (200-300 cm).
- 4- Fémur derecho. Sector E. Norma lateral.
- 5 y 6- Húmero derecho. Sector E (200-300 cm). Normas la-
teral y ventral.
- 7- Urostilo patológico. Sector AB. Norma dorsal.
- 8- Urostilo. Sector E. Norma dorsal.
- 10- Ilion izquierdo. Holotipo. Sector X (200-300 cm).
Norma lateral externa.
- 11- Ilion izquierdo. Sector E (200-300 cm). Norma la-
teral externa.
- 12- Ilion izquierdo. Paratipo. Sector X (200-300 cm).
Norma lateral externa.
- 13- Sacro. Paratipo. Sector X (200-300 cm). Norma dor-
sal.
- 14- Vértebra rango V₇₋₈. Sector X (200-300 cm). Norma
dorsal.
- 15- Radio-ulna izquierda. Sector E (200-300 cm). Nor-
ma lateral.

Bufo viridis. Cueva Muleta (Mallorca).

- 9- Ilion izquierdo. Sector E. Norma lateral externa.

LÁMINA F 2.

Baleaphryne muletensis. Cueva Muleta (Mallorca).

- 17- Húmero derecho. Sector AB. Norma lateral.

Baleaphryne muletensis. Son Bauzá (Mallorca).

- 16- Tibiofíbula derecha. Norma ventral.
 18- Urostilo. Norma dorsal.
 19 y 20- Húmero izquierdo. Normas ventral y lateral.
 22- Sacro patológico. Norma ventral.
 23- Sacro. Norma dorsal.
 24- Vértebra rango V₃₋₄. Norma dorsal.
 25- Vértebra rango V₇₋₈. Norma dorsal.
 26- Radio-ulna derecha. Norma lateral.
 27- Húmero derecho. Norma ventral.
 28- Radio-ulna izquierda. Norma lateral.

Bufo viridis. Cueva Muleta (Mallorca).

- 21- Ilion derecho. Norma lateral externa.

LÁMINA F 3.Discoglossus pictus. Actuales. Anomalías osteológicas.

- 1- Húmero izquierdo. Fractura consolidada. Norma ventral. Cobas.
- 2- Húmero derecho. Malformación eminentia capitata. Norma ventral. Campos.
- 3 y 4- Humeros izquierdo y derecho. Exóstosis tubercular media. Norma ventral. Campos.
- 6- Fibular izquierdo. Fractura consolidada. Norma ventral. Montefaro 1.
- 8- Radio-ulna izquierda. Fractura consolidada y exóstosis. Norma lateral. La Paloma.
- 9- Radio-ulna derecha. Fusión total de ambos elementos en el sector distal. Cobas. Norma lateral.
- 10- Radio-ulna izquierda. Fractura consolidada y exóstosis. Norma lateral. Cobas.
- 13- Tibiofíbula derecha. Exóstosis articular supernumeraria en el sector distal. Norma ventral. Cobas.
- 14- Tibiofíbula derecha. Semifractura distal, con angulación. Cobas. Norma ventral.
- 15- Tibiofíbula izquierda. Curvatura anómala. Norma lateral. La Paloma.
- 16 y 19- Escápulas izquierdas. Norma interna. Normales. Cueva de los Huesos. (misma escala).
- 17 y 18- Escápula derecha. Fragmentación post mortem de la pars acromialis. Normas interna y externa. Cueva de los Huesos. (misma escala).
- 20- Escápula izquierda. Fusión terminal de las pars acromialis y p. glenoidalis. La Paloma. Norma externa.
- 21- Escápula derecha. Cierre total del sinus interglenoidalis. Norma externa. La Paloma.
- 22 y 23- Escápulas izquierdas. Normales. La Paloma. Norma externa.
- 24- Tibiofíbula izquierda. Fractura media consolidada. Norma dorsal. La Paloma.
- 25- Tibial-fibular (?). Fusión total con exóstosis distal. Montefaro I.

Rana temporaria. Actuales. Patología.

- 5- Húmero izquierdo. Exóstosis epicondilar. Norma ventral. Campos.
- 7- Tibial-fibular. Fusión parcial. Norma ventral. Cobas.

LÁMINA F 3 (Cont.).

- 11- Radio-ulna izquierda. Exó^ostosis proximal. Norma lateral. Cobas.
- 12- Radio-ulna izquierda. Fractura consolidada y exó^os tosis distal. Norma lateral. Cobas.

LÁMINA F 4.Discoglossus aff. sardus. Oschiri (Cerdeña).

- 1, 2 y 3- Atlas. Norma anterior.
- 4, 5 y 6- Atlas. Norma ventral. Correlativamente los mis
mos individuos de las figuras 1 a 3.
- 7- Escápula derecha. Norma externa.
- 8 y 9- Escápulas izquierdas. Norma interna.
- 10- Maxilar izquierdo. Norma interna.
- 11- Coracoides derecho. Norma interna.
- 12 y 13- Radio-ulnas derechas. Normas lateral y anterior.
- 14 y 17- Ilia izquierdos. Norma lateral externa.
- 15 y 16- Ilia derechos. Norma lateral externa.
- 18- Urostilo. Norma dorsal.
- 19 y 21- Urostilo. Normas anterior y dorsal.
- 20- Sacro. Norma ventral.
- 22- Ilion izquierdo. Norma lateral externa.
- 23- Ilion derecho. Norma lateral externa.
- 24- Sacro. Norma dorsal.
- 25 y 26- Sacros. Norma ventral.
- 27 y 28- Isquion. Normas posterior y lateral.
- 29-34, 36-41- Húmeros izquierdos. Norma ventral.
- 35- Húmero derecho. Norma ventral.

LÁMINA F 5.

Alytes obstetricans. Cueva de las Hienas (Asturias).

- 1- Radio-ulna derecha. B inf. Norma lateral.
 - 2- Húmero derecho. B inf. Norma ventral.
 - 3- Húmero derecho. B sup. Norma ventral.
 - 4- Urostyle. B inf. Norma dorsal.
 - 5- Ilion derecho. B inf. Norma lateral externa.
 - 6- Sacro. B sup. Norma dorsal.
 - 7- Escápula derecha. B sup. Norma externa.
 - 8- Vértebra rango V₆. B sup. Norma dorsal.
 - 9- Húmero izquierdo. A sup. Norma ventral.
 - 10- Escápula izquierda. B inf. Norma externa.
-
- 11- Aff. Alytes. Vértebra posterior. Salobreña. Norma dorsal.
 - 12- Rana pueyoi. Ilion derecho. Los Mansuetos, Norma lateral externa.
 - 13- Rana cf. pueyoi. Sacro. Aljezar B. Norma ventral.
 - 14- Rana pueyoi. Ilion derecho. Manchones I. Norma lateral externa.
 - 15- Rana pueyoi. Ilion izquierdo. Buñol. Norma lateral externa.
 - 16- Rana pueyoi. Ilion derecho. Manchones I. Norma lateral externa.
 - 17- Rana cf. pueyoi. Sacro. Los Mansuetos. Norma ventral.
 - 18- Rana pueyoi. Ilion izquierdo. Borja-Manchones. Norma lateral externa.
 - 19- Rana cf. pueyoi. Sacro. Los Mansuetos. Norma ventral.
 - 20- Cf. Chelotriton. Vértebra troncal. Navarrete del Rio. La neurapofisis no se ha conservado.
 - 21- Rana pueyoi. Húmero izquierdo. Los Mansuetos. Norma ventral.
 - 22- Salamandridae indet. Costilla. Los Mansuetos-Arriba.
 - 23- Bufo sp. Sacro. Buñol. Norma ventral.
 - 24- Rana pueyoi. Ilion izquierdo. Los Mansuetos. Norma lateral externa.

LÁMINA F 6.Escobosa de Calatañazor I (Soria).Pelodytes arevacus.

- 1- Húmero IZQ. Norma ventral. Paratipo.
- 2,6 y 7- Humeros IZQ. Norma ventral.
- 3,4,5 y 8- Humeros DER. Norma ventral.
- 9- Radio-ulna IZQ. Norma lateral.
- 10,11,12,15 y 16- Ilia IZQ. Norma lateral externa.
- 13- Isquion. Norma lateral izquierda.
- 14- Ilion DER. Norma lateral externa.
- 17,18,19,24 y 25- Tibial-fibulares IZQ. Norma ventral.
- 23- Tibial-fibular DER. Norma ventral. Paratipo.
- 20- Sacro. Norma ventral.
- 22- Sacro. Norma ventral. Paratipo.
- 21- Urostilo. Norma dorsal. Paratipo.
- 26- Tibiofíbula. Norma dorsal.
- 27- Escápula IZQ. Norma externa. Paratipo.
- 29 y 30- Escápulas IZQ. Norma externa.
- 28 y 31- Escápulas DER. Norma externa.
- 32 y 35- Vértebras de rango posterior. Normas dorsal y ventral respectivamente.
- 33- Atlas. Norma ventral.
- 34- Atlas. Norma ventral. Holotipo.
- 37- Premaxilar IZQ. Norma ventral.

Varios.

- 36- Vértebra posterior. Discoglósido indeterminado. Norma dorsal.
- 38- Bufo aff. viridis. Ilion IZQ. Norma lateral externa.
- 39- Triturus cf. marmoratus. Vértebra troncal. Norma dorsal.
- 44- Bufo aff. viridis. Atlas. Norma anterior.

LÁMINA F 6.- (Cont.).

- 45- Bufo aff. viridis. Sacro. Norma ventral.
46- Triturus cf. marmoratus. Vértebra troncal. Norma ventral.
47- Triturus cf. marmoratus. Vértebra troncal. Norma lateral.

Escobosa de Calatañazor 0 (Soria).

- 40- Pelodytes arevacus. Urostilo. Norma dorsal.
41- Bufo aff. viridis. Ilion IZQ. Norma lateral externa.
42- Bufo aff. viridis. Ilion DER. Norma lateral externa.
43,48 y 50- Pelodytes arevacus. Ilia DER. Norma lateral externa.
49- Bufo aff. viridis. Urostilo. Norma dorsal.

LÁMINA F 7.Arganda (Madrid).

- 1- Rana ridibunda. Ilion DER. Norma lateral externa.
- 2- Pelobates cultripes. Otoccipital IZQ. Norma posterior.
- 3 y 4- Pelobates cultripes. Ilia DER e IZQ del mismo individuo. Normas lateral interna y lateral externa respectivamente.
- 5- Pelobates cultripes. Nasal IZQ. Norma dorsal.
- 6- Pelobates cultripes. Sacro-urostilo. Norma dorsal.
- 7- Pelobates cultripes. Esfenetmoides patológico. Norma dorsal.
- 8- Pelobates cultripes. Paraesfenoides. Norma ventral.
- 9- Pelobates cultripes. Escamoso IZQ. Norma dorsal.
- 10- Pelobates cultripes. Maxilar IZQ. Norma externa.
- 11- Rana ridibunda. Ilion IZQ. Norma lateral externa.
- 12- Pelobates cultripes. Húmero DER. Norma ventral.
- 13 y 14- Rana ridibunda. Frontoparietales DER e IZQ del mismo individuo. Norma ventral.
- 15- Pelobates cultripes. Sacro. Norma ventral.
- 16- Pelobates cultripes. Sacro. Norma dorsal.
- 17- Hyla sp. Escápula DER. Norma externa.
- 18 y 19- Pelobates cultripes. Frontoparietales. Norma ventral.
- 20- Rana ridibunda. Ilion IZQ. Norma lateral externa.
- 21- Discoglossus pictus. Ilion DER. Norma lateral externa.
- 22- Pelobates cultripes. Escápula IZQ. Norma externa.
- 23- Pelobates cultripes. Escápula DER. Norma interna.

LÁMINA F 8.Discoglósidos del Cenozoico español.

- 1 y 2- Latonia sp. Ilia izquierdos. Norma lateral externa. Masía del Barbo II.
- 3- Discoglossus cf. pictus. Urostilo. Norma dorsal. El Arquillo II.
- 4- Discoglossus cf. pictus. Ilion izquierdo. Norma teral externa. El Arquillo II.
- 5- Discoglossus cf. pictus. Sacro. Norma ventral. El Arquillo II.
- 6- Discoglossus cf. pictus. Húmero derecho. Norma ventral. El Arquillo II.
- 7 y 8- Latonia sp. Urostilos. Norma dorsal. Masía del Barbo II.
- 9 y 10- Latonia sp. Atlas. Norma anterior. Masía del Barbo II.
- 11- Latonia sp. Húmero izquierdo. Norma ventral. Masía del Barbo II.
- 12- Latonia sp. Atlas. Norma ventral. Navarrete del Río.
- 13- Latonia sp. Ilion izquierdo. Can Llobateres II.
- 14- Latonia sp. Mandíbula izquierda, Norma interna. Masía del Barbo II.
- 15- Latonia sp. Húmero derecho. Norma ventral. Navarrete del Río.

LÁMINA F 9.

- 1- Bufo sp. Húmero DER. Norma ventral. Aljezar G.
- 2- Bufo aff. calamita. Urostilo. Norma dorsal. Los Mansuetos.
- 3- Pelodytes sp. Húmero DER. Norma ventral. Sarrión Cerro de los Espejos.
- 4- Bufo sp. Sacro. Norma dorsal. Sarrión-Cerro de los Espejos.
- 5- Bufo sp. Grupo de especies de B. viridis y B. calamita. Ilion IZQ. Norma lateral externa. Manchones II.
- 6- Bufo aff. calamita. Ilion IZQ. Norma lateral externa. Los Mansuetos.
- 7- Bufo aff. calamita. Ilion IZQ. Norma lateral externa. Concud-Cerro de la Garita.
- 8- Bufo sp. V_2 . Norma dorsal. Sarrión-Cerro de los Espejos.
- 9- Bufo cf. bufo. Ilion IZQ. Norma lateral externa. Santa Bárbara I.
- 10- Bufo sp. Vértebra rango V_{6-7} . Borja-Manchones. Norma dorsal.
- 11- Cf. Pleurodeles. Vértebra troncal. Norma dorsal. Rambla de Valdecebro III.
- 12,13 y 14- Triturus cf. marmoratus. Vértebra troncal. Normas lateral, ventral y dorsal. Sarrión-Cerro de los Espejos.

LÁMINA F 10.Cueva de las Hienas (Asturias).Bufo bufo.

- 1- Escápula IZQ. Norma externa. B inf.
- 2- Escápula DER. Norma interna. B inf.
- 3- Tibiofíbula IZQ. Norma dorsal. B inf.
- 4- Atlas. Norma anterior. B inf.
- 5- Atlas. Norma anterior. B inf.
- 6- Ilium IZQ. Norma lateral externa. B inf.
- 7- Ilium DER. Norma lateral externa. B inf.
- 8- Urostilo patológico. Norma dorsal. B inf.
- 9- Urostilo con fractura consolidada. Norma dorsal.
B inf.
- 13- Ilion DER patológico. Norma interna lateral. B inf.
- 14- Radio-ulna DER patológica. Norma lateral. A sup.
- 15- Fusión vertebral. Norma ventral. B inf.
- 16- Frontoparietal y exoccipital IZQ. Norma dorsal.
B sup.

Atapuerca (Burgos).Bufo calamita.

- 10- Ilion DER. Norma lateral externa.
- 11- Ilion IZQ. Norma lateral externa.
- 12- Ilion IZQ. Norma lateral externa.

LÁMINA F 11.-

Cueva de las Hienas (Asturias). Urodelos.
(Vértebras).

- 1- Triturus marmoratus. Norma ventral. B sup.
- 2,3 y 4- Salamandra salamandra. Norma drsal. B sup.
- 5- Salamandra salamandra. Norma ventral. B sup.
- 6 y 8- Triturus marmoratus. Norma dorsal. B sup.
- 7 y 11- Cf. Euproctus. Norma dorsal. B inf.
- 9 y 10- Triturus marmoratus. B. inf. Norma dorsal.
- 15 y 20- Triturus sp. Norma lateral. Bsup y B inf.

(otros elementos)

- 12 y 13- Salamandra salamandra. Húmeros. B sup.
- 14- Salamandra salamandra. Fémur. B sup.
- 16- Cf. Salamandra. Costilla. B sup.
- 17 y 18- Cintura escapular. B sup. Salamandra salamandra.

-
- 19- Cf. Pleurodeles. Vértebra. Norma dorsal. Rambla de Valdecebro 3.
 - 21- Cf. Pleurodeles. Vértebra. Norma dorsal. Sarrión-Cerro de los Espejos.

LÁMINA F 12.

- 1- Chelotriton paradoxus. Vértebra troncal. Norma anterior. Coderet (Francia).
- 2- Idéntico elemento. Norma ventral.
- 3- Idéntico elemento. Norma dorsal.
- 4- Idéntico elemento. Norma lateral derecha.

Museo Nacional de Historia Natural (París). Fotografías cortesía del Dr. R. HOFFSTETTER.

- 5- Megalotriton filholi. Vértabras troncales de un individuo subadulto. Escamps (Francia). Norma ventral.

Colección Estatal Bávara de Paleontología y Geología Histórica (Munich). Fotografía cortesía del Dr. P. WELLNHOFER.

- 6- Megalotriton filholi. Vértebra troncal. Norma dorsal. Cayloux (Francia).
- 7- Idéntico elemento. Norma lateral izquierda.
- 8- Idéntico elemento. Norma anterior.

Colección Museo Británico (Historia Natural). Fotografías cortesía del Dr. A. CHARIG.

LÁMINA F 13.

- 1- Rana pueyoi. Ejemplar 7. Libros (Teruel).
- 3- Rana pueyoi. Ejemplar 10. Libros (Teruel).
- 4- Rana pueyoi. Ejemplar 9. Libros (Teruel).
- 5- Rana pueyoi. Ejemplar 11. Libros (Teruel).
- 6- Rana quelledbergi. Ejemplar 6. Libros (Teruel).
- 7- Renacuajo. Ejemplar 37. Libros (Teruel).
- 8- Oligosemia spinosa. Ejemplar # 1001. Libros (Teruel).
- 9- Renacuajo Cf. Rana pueyoi. Ejemplar 34. Libros (Teruel).
- 10- Rana pueyoi. Aljezar A (Teruel).

Las escalas de esta lámina indican cm.

LÁMINA F 14.Anfibios del Neógeno griego I.

- 1 y 2- Pelobates cf. syriacus. Frontoparietal. Normas dorsal y ventral. Spilia 3.
- 3- Latonia sp. Coracoides IZQ. Norma interna. Ano Metochi 2.
- 4- Latonia sp. Ilion DER. Norma lateral externa. Ano Metochi 2.
- 5 y 10- Pelobates cf. syriacus. Sacro-urostilo. Normas dorsal y ventral. Spilia 3.
- 6 y 7- Pelobates cf. syriacus. Sacro-urostilos. Norma ventral. Spilia 3.
- 8- Latonia sp. Mandibula DER. Norma interna. Ano Metochi 2.
- 9- Pelobates cf. syriacus. Maxilar IZQ. Norma lateral. Spilia 3.
- 11- Rana cf. esculenta. Ilion DER. Norma lateral externa. Ano Metochi 2.
- 12- Pelobates cf. syriacus. Maxilar DER. Norma interna. Spilia 3.
- 13- Hyla sp. Húmero IZQ. Norma ventral. Spilia 3.
- 14- Pelobates cf. syriacus. Ilion DER. Norma lateral externa. Spilia 3.
- 15 y 16- Latonia sp. Sacros. Norma ventral. Ano Metochi 2.
- 17- Hyla sp. Ilion IZQ. Norma lateral externa. Ano Metochi 2.
- 18- Pelobates cf. syriacus. Ilion IZQ. Norma lateral externa. Spilia 3.
- 19- Latonia sp. Sacro. Norma ventral. Spilia 3.
- 20- Rana cf. esculenta. Sacro. Norma ventral. Spilia 3.
- 22- Pelobates cf. syriacus. Escápula IZQ. Norma dorsal Spilia 3.
- 23- Latonia sp. Ilion IZQ. Norma lateral externa. Spilia 3.

LÁMINA F 14.- (Cont.).

- 24- Latonia sp. Ilion DER. Norma lateral externa. Spilia 3.
- 25- Latonia sp. Mandíbula DER. Norma dorsal. Spilia 3.
- 26- Hyla sp. Ilion DER. Norma lateral externa. Spilia 3.

LÁMINA F 15.Anfibios del Neógeno griego II.

- 1, 2 y 3- Latonia sp. Urostilos. Norma dorsal. Ano Metochi 3.
- 4 y 5- Rana cf. esculenta. Sacros. Norma ventral. Ano Metochi 3.
- 6 y 9- Latonia sp. Atlas. Normas anterior y ventral. Ano Metochi 3.
- 7- Hyla sp. Sacro. Norma ventral. Ano Metochi 3.
- 8- Bufo sp. Sacro. Norma ventral. Ano Metochi 3.
- 10 y 11- Latonia sp. Frontoparietal. Normas dorsal y ventral. Ano Metochi 3.
- 12- Rana cf. esculenta. Ilion IZQ. Norma lateral externa. Ano Metochi 3.
- 13- Latonia sp. Maxilar IZQ. Norma externa. Ano Metochi 3.
- 14- Latonia sp. Ilion DER. Norma lateral externa. Lefhon I.
- 15- Rana cf. esculenta. Ilion IZQ. Norma lateral externa. Lefhon I.
- 16- Latonia sp. Sacro. Norma ventral. Lefhon I.
- 17- Hyla sp. Húmero DER. Norma ventral. Ano Metochi 3.
- 18 y 19- Latonia sp. Atlas. Normas anterior y ventral. Lefhon I.
- 20, 23 y 33- Rana cf. esculenta. Ilia IZQ. Norma lateral externa. Lefhon I.
- 21- Latonia sp. Costilla DER. Norma ventro-posterior. Ano Metochi 3.
- 30 y 31- Latonia sp. Ilion DER. Normas lateral interna y lateral externa. Lefhon I.
- 34- Rana cf. esculenta. Ilion DER. Norma lateral externa. Lefhon I.

LÁMINA F 16.-

- 1 y 2- Megalotriton filholi. Molde y contramol
de. Ribesalbes.
- 3- Anuro indeterminado. Ribesalbes.
- 4- "Epipolysemia ogygia". Ribesalbes.
- 5- Megalotriton filholi. Ribesalbes.
- 6- Pelobates sp. Ilion IZQ. Norma lateral
externa. Aljezar G.
- 7- Bufo cf. regularis. Ilion DER. Norma la
teral externa. Las Yedras.
- 8- Bufo bufo. Ilion DER. Norma lateral ex-
terna. Las Yedras.

4566
UNIVERSIDAD COMPLUTENSE

TESIS DOCTORAL

NUEVOS ANFIBIOS DEL NEOGENO Y CUATERNARIO DE EUROPA.
ORIGEN, DESARROLLO Y RELACIONES DE LA BATRACOFaUNA
ESPAÑOLA.



FRANCISCO DE BORJA

SANCHIZ Y GIL DE AVALLE

N

4566

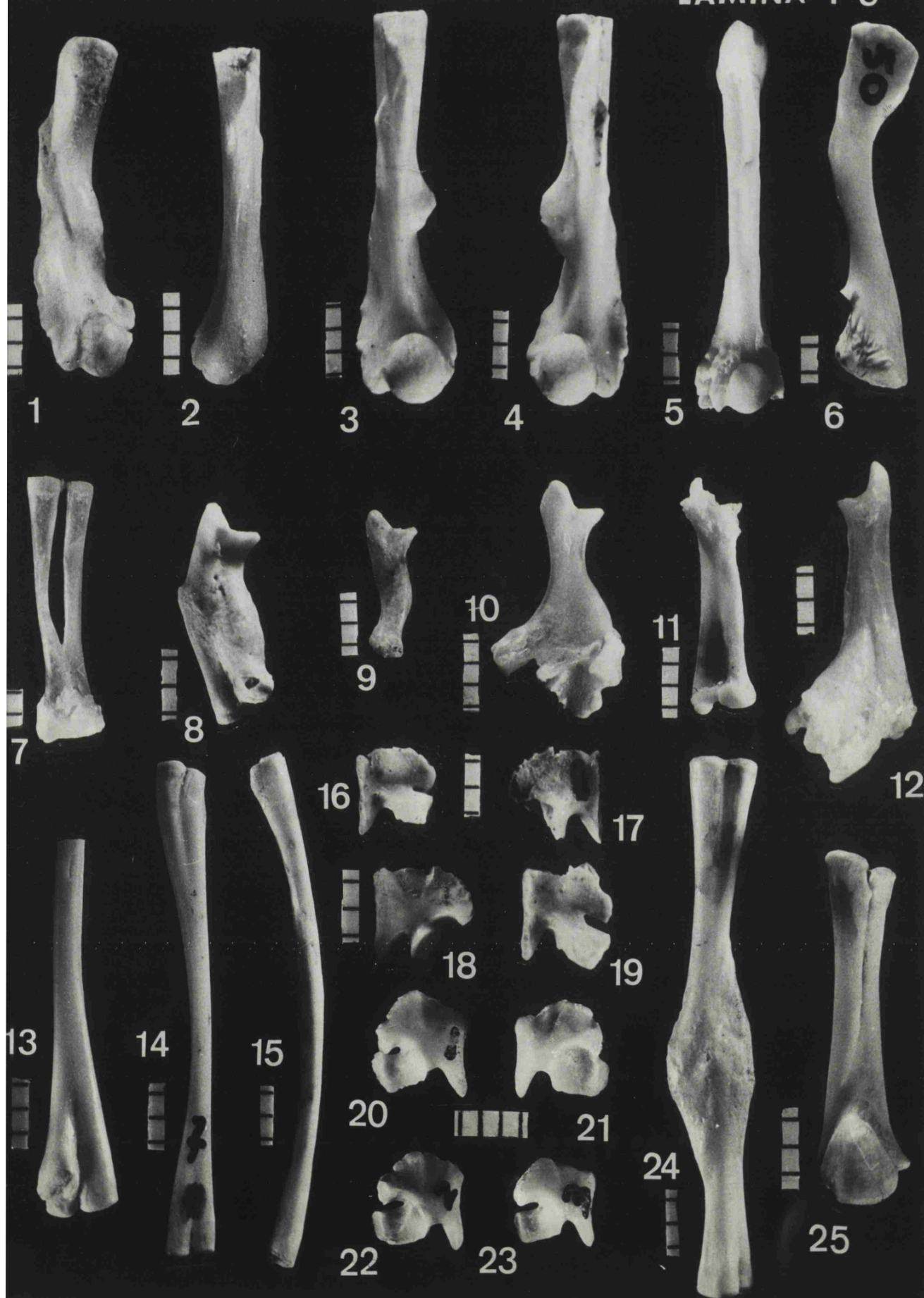
LAMINA F 1

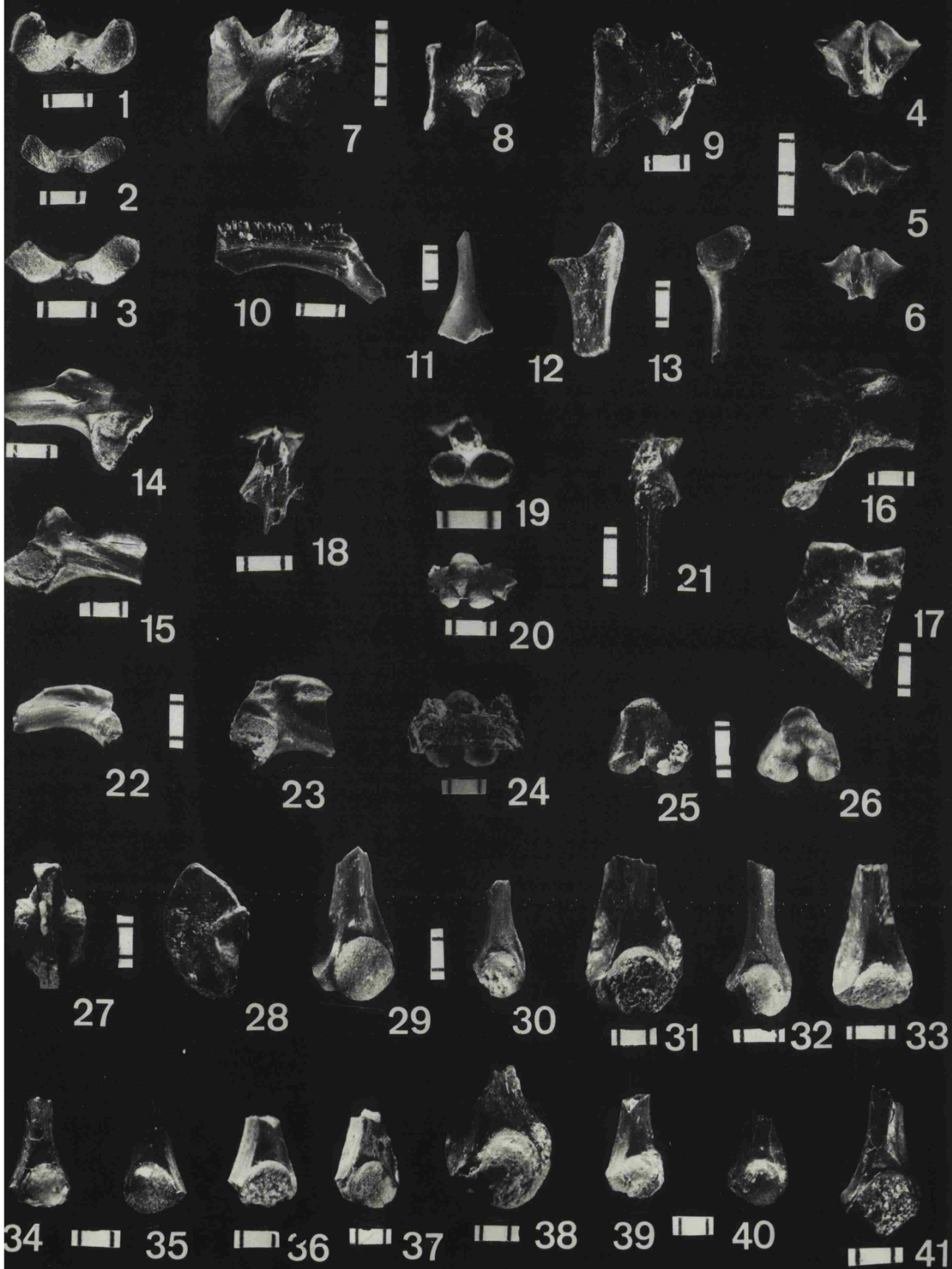


LAMINA F 2

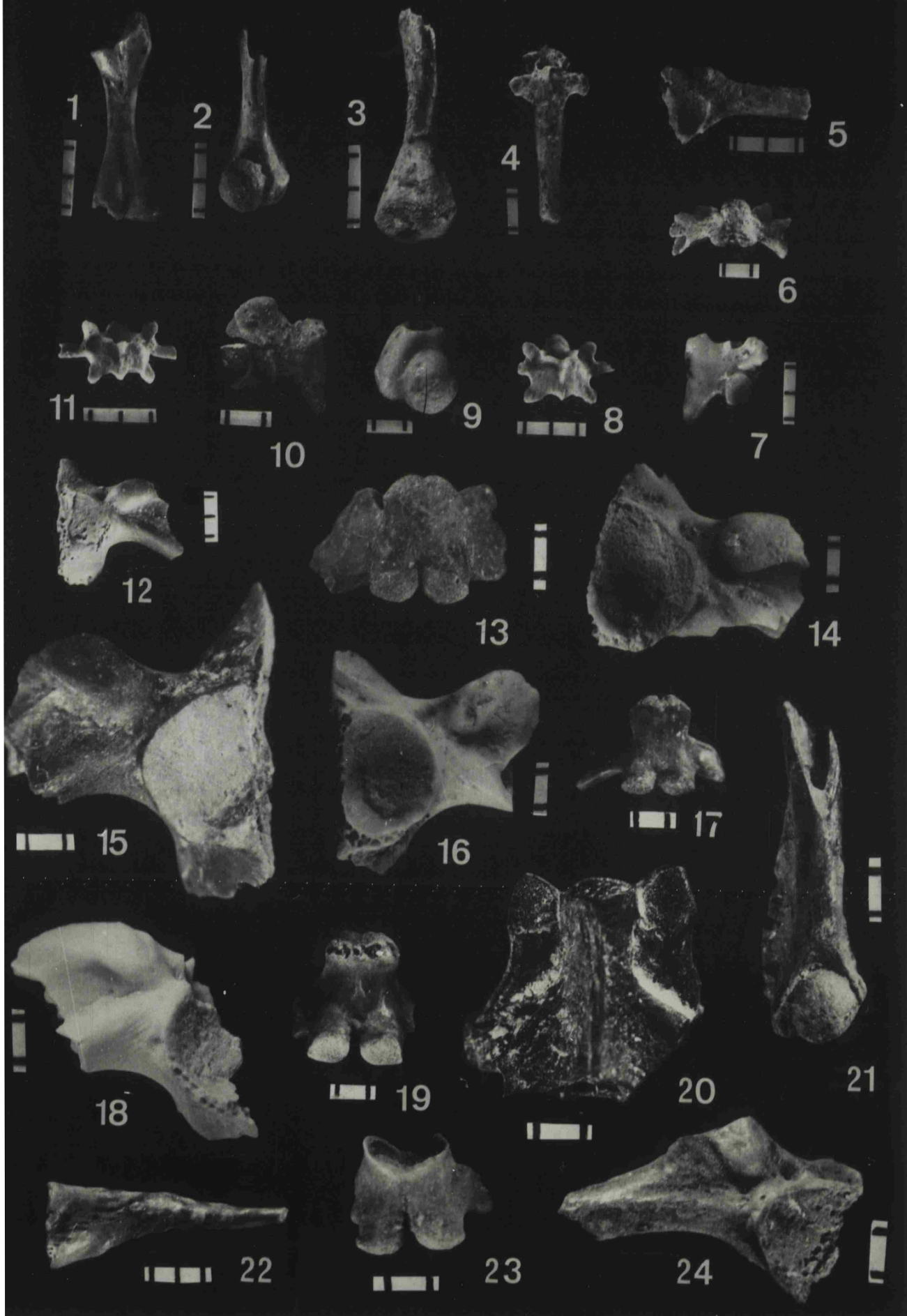


LAMINA F 3

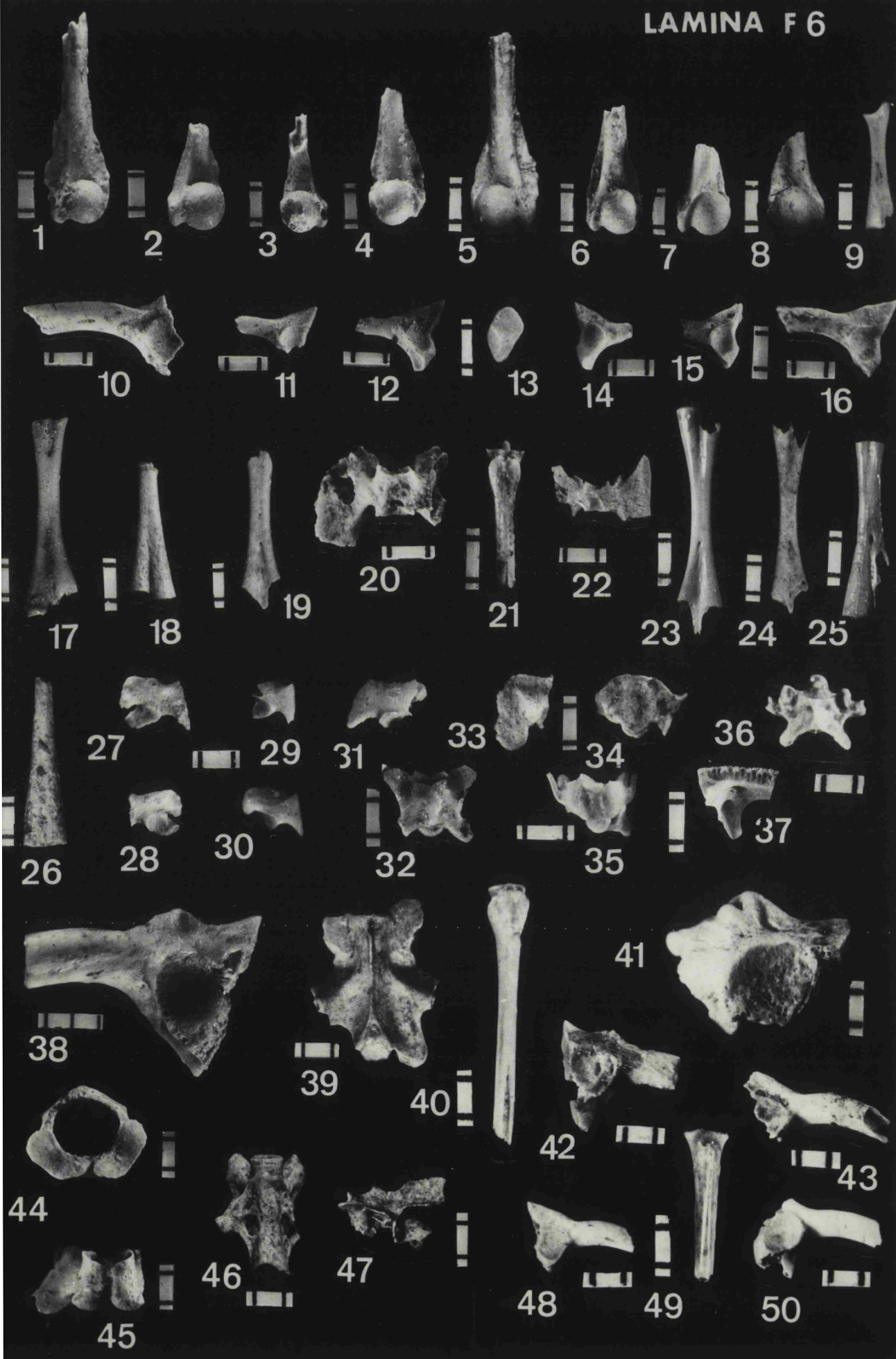




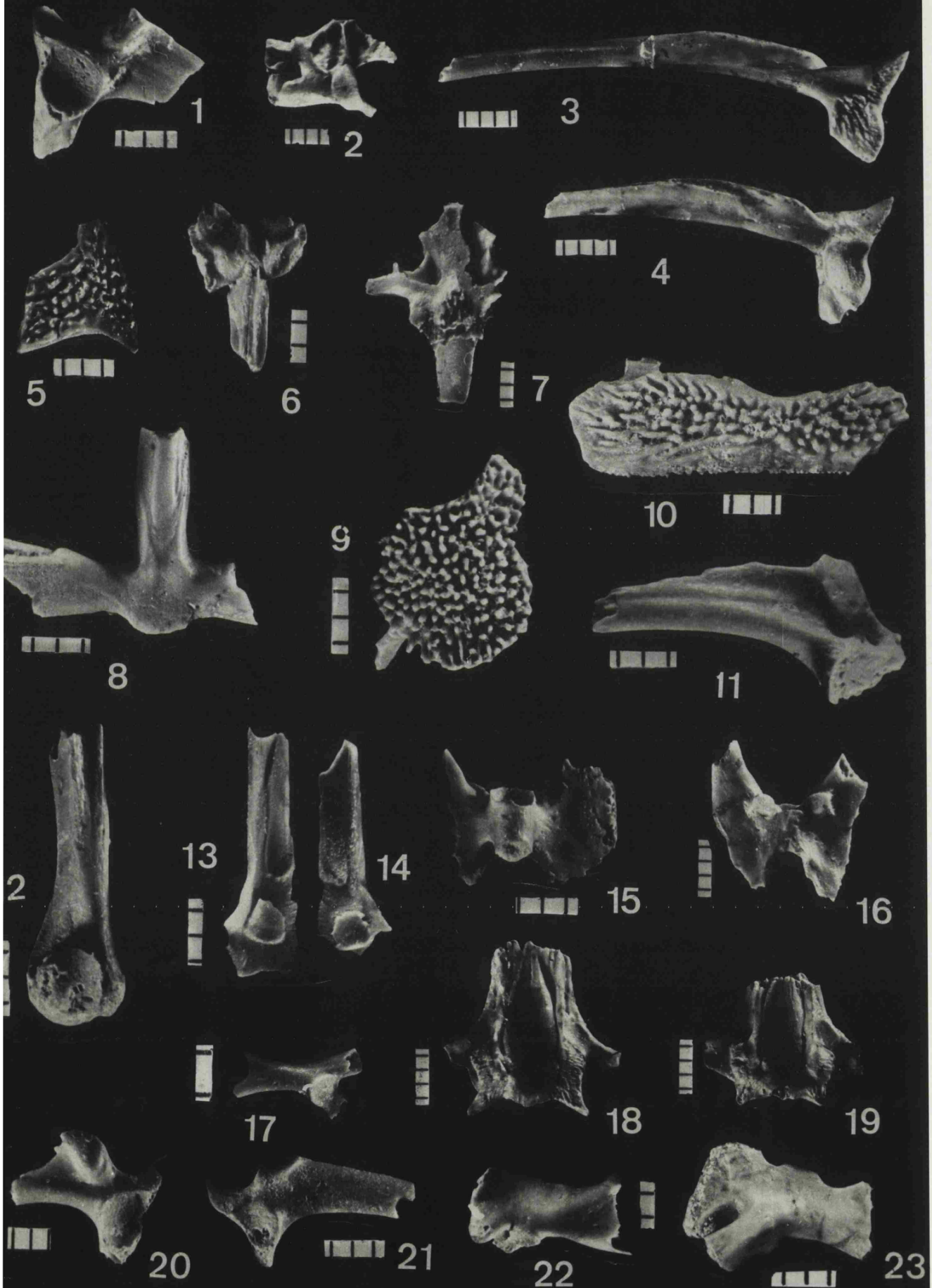
LAMINA F 5

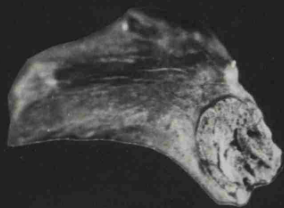


LAMINA F 6



LAMINA F 7





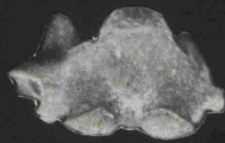
1



3



4



5



6



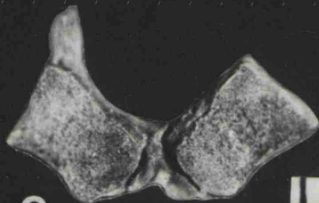
2



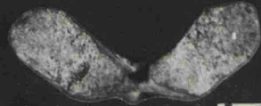
7



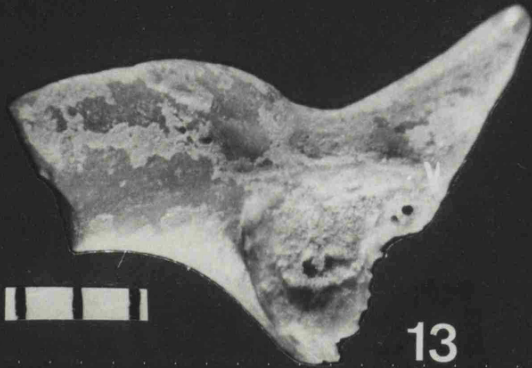
8



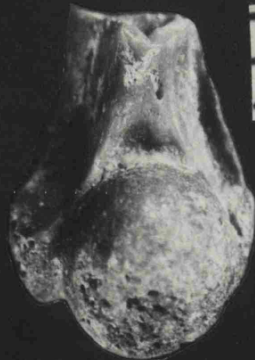
9



10



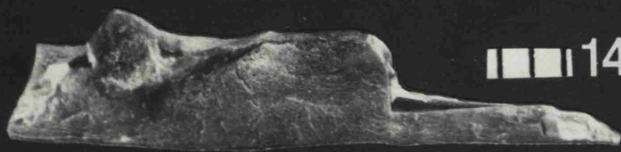
13



11



12

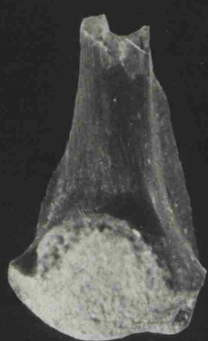


14

15



LAMINA F 9



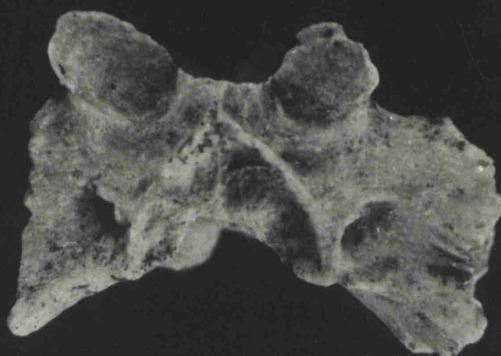
1



2



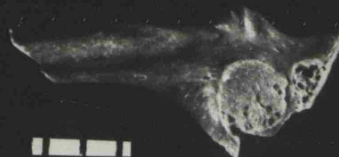
3



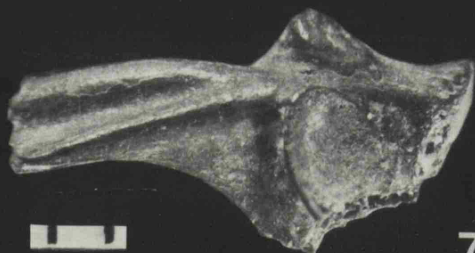
4



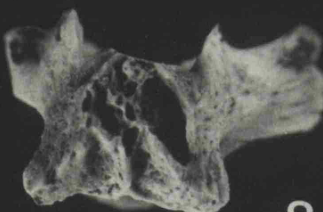
5



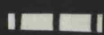
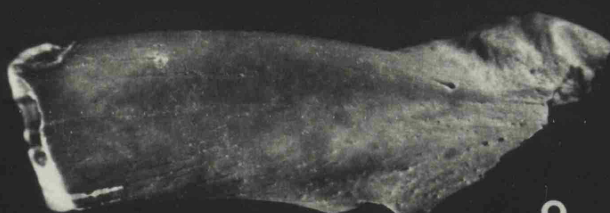
6



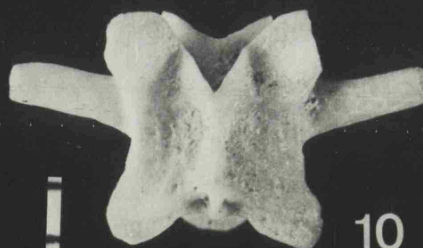
7



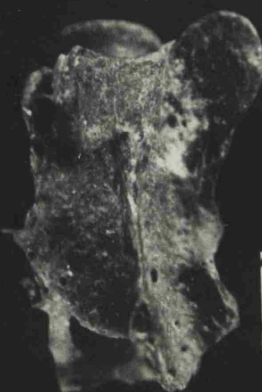
8



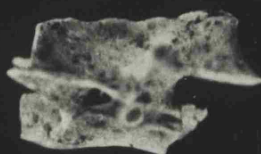
9



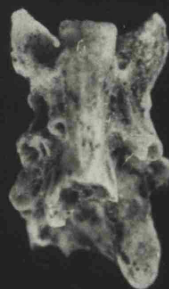
10



11



12

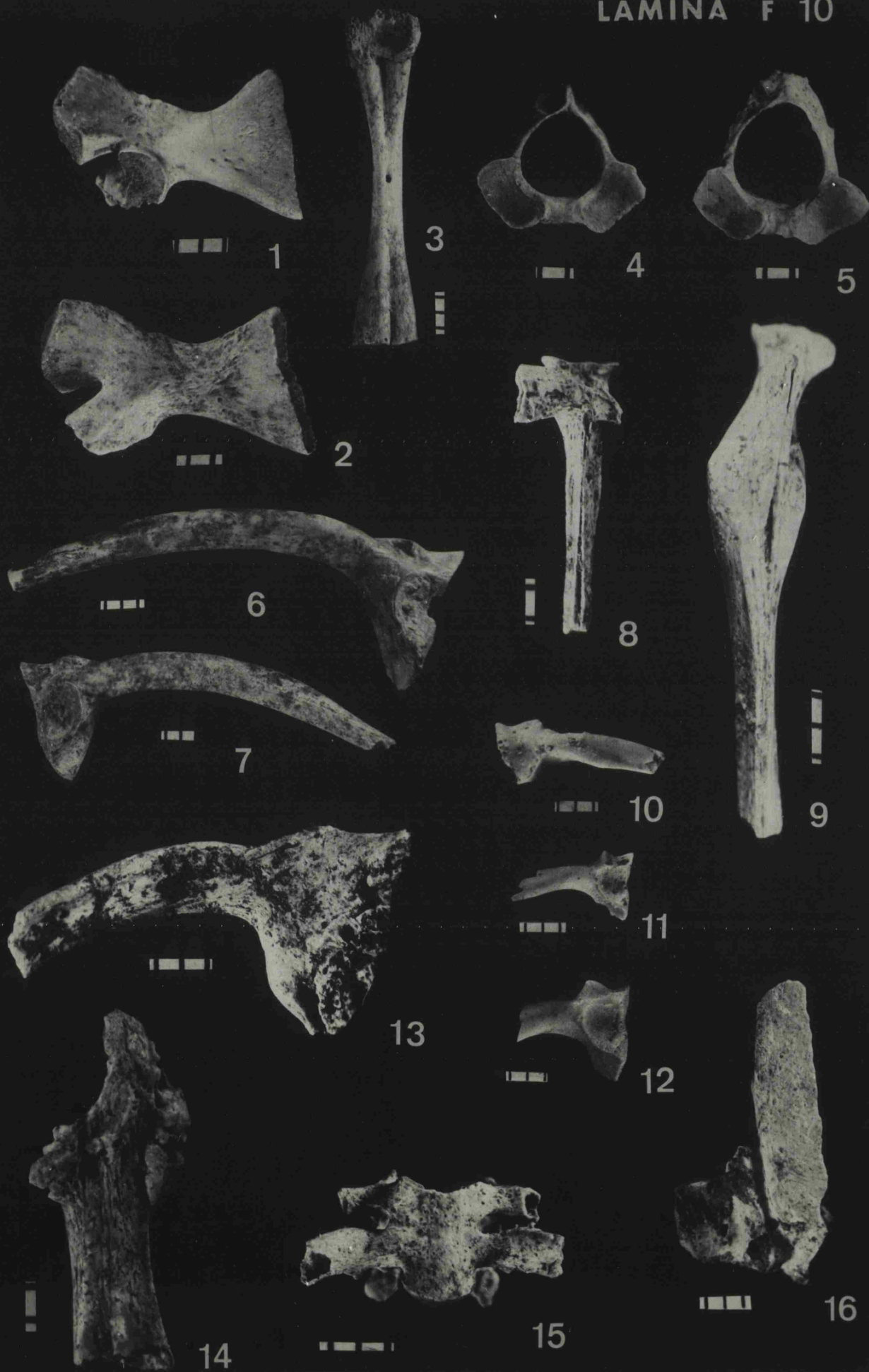


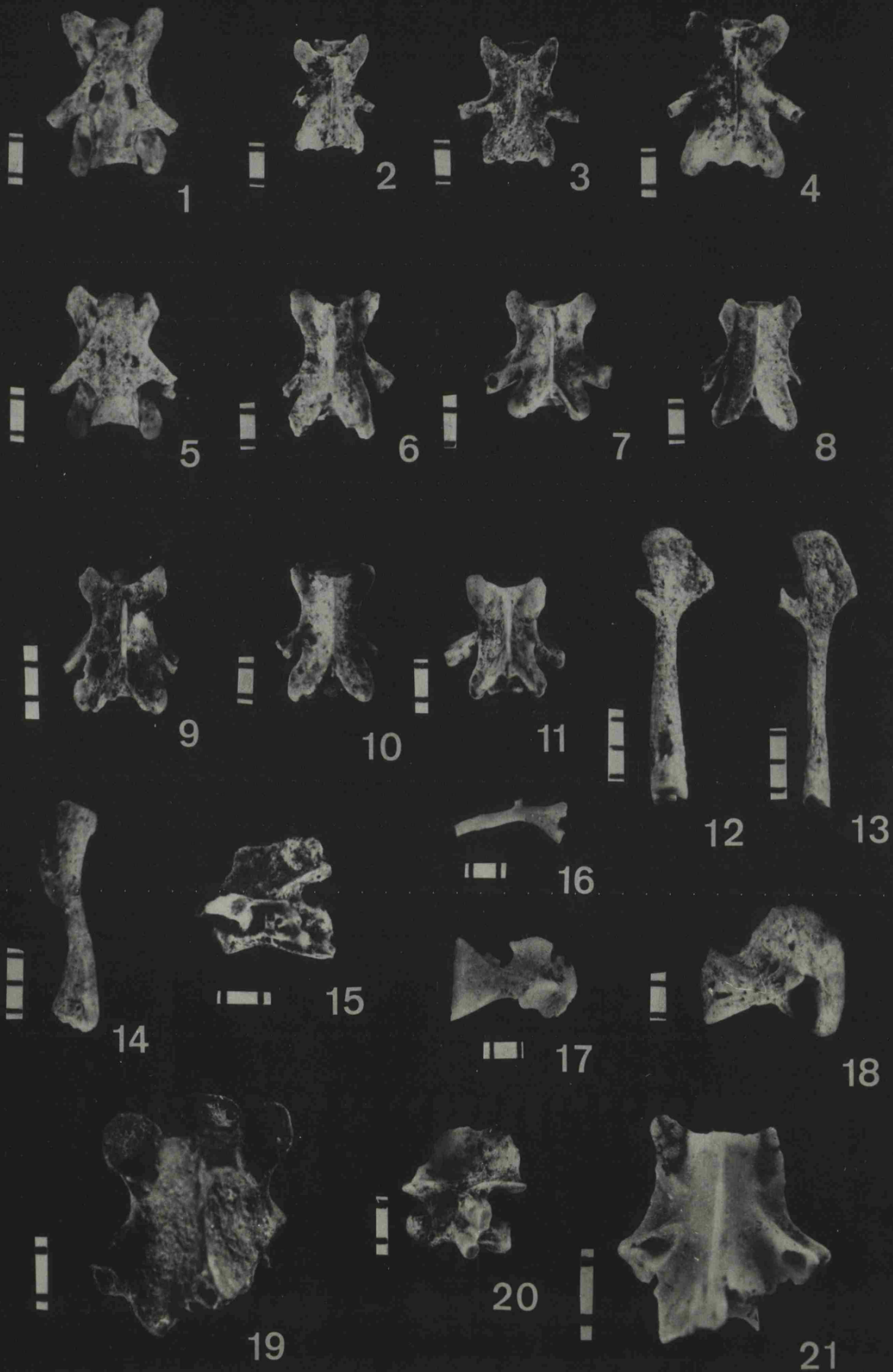
13



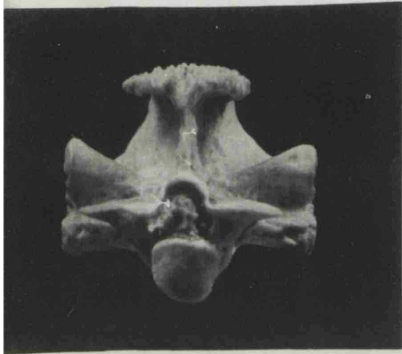
14

LAMINA F 10





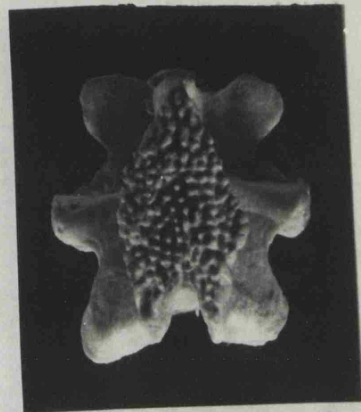
LAMINA F 12



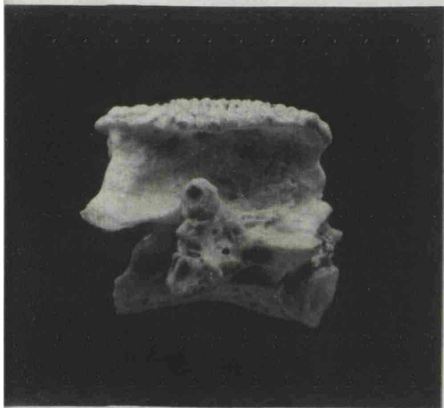
1



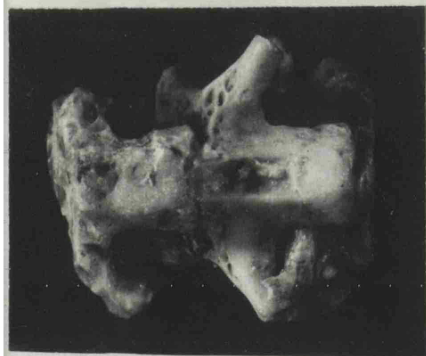
2



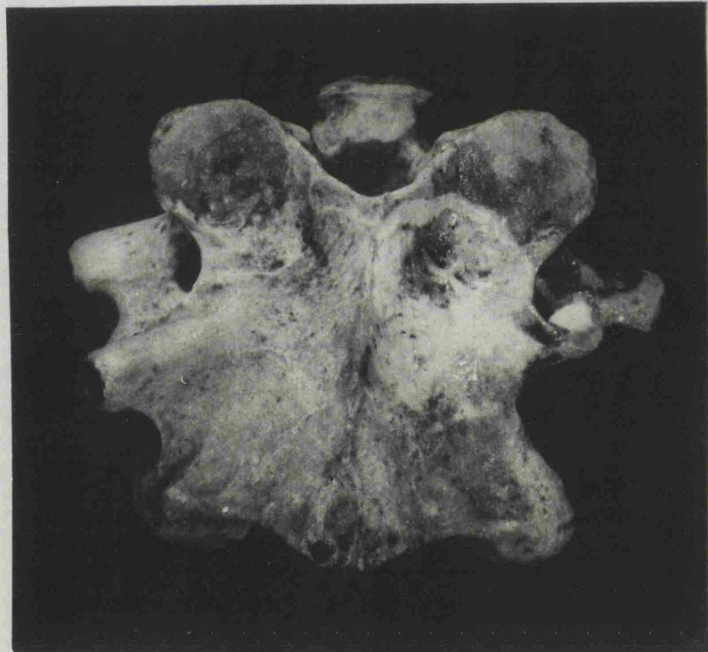
3



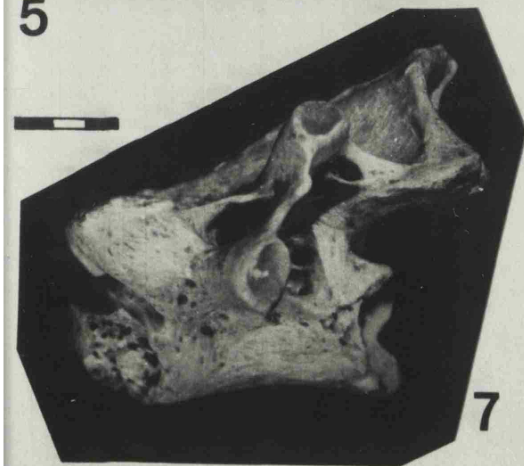
4



5



6

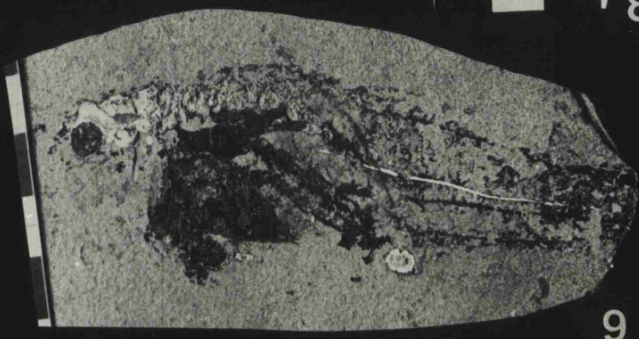
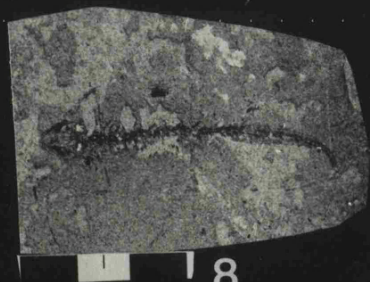
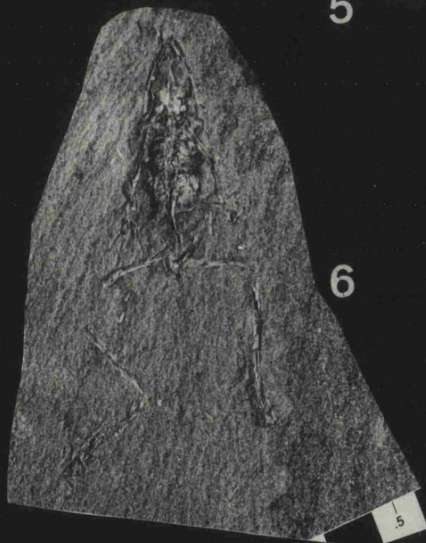


7

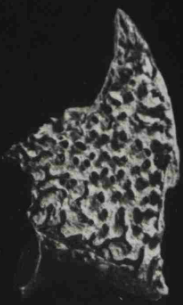


8

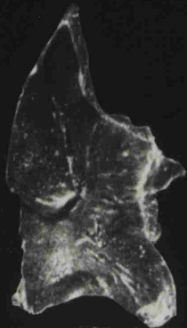
LAMINA F 13



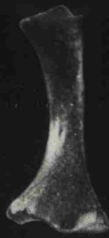
LAMINA F 14



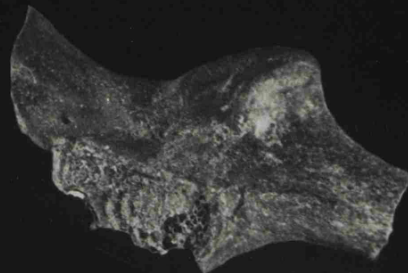
1



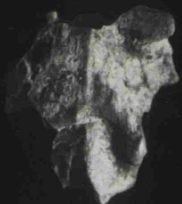
2



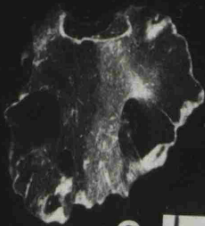
3



4



5



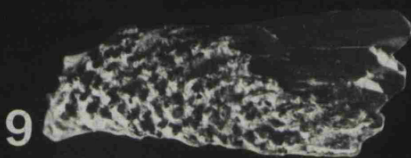
6



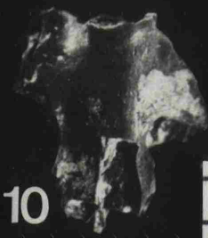
7



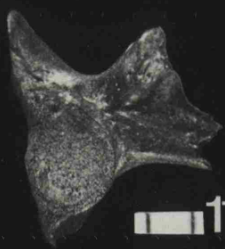
8



9



10



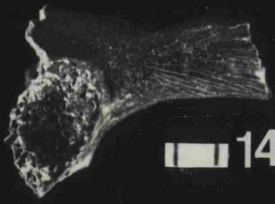
11



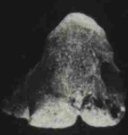
12



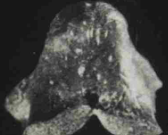
13



14



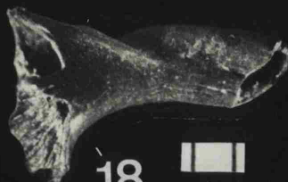
15



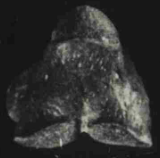
16



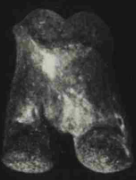
17



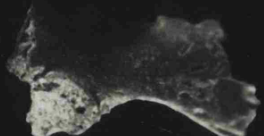
18



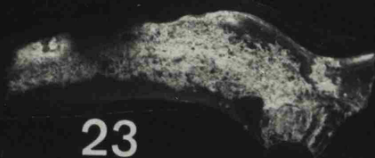
19



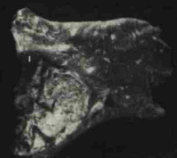
20



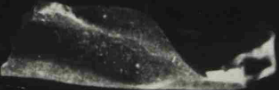
22



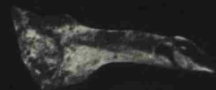
23



24

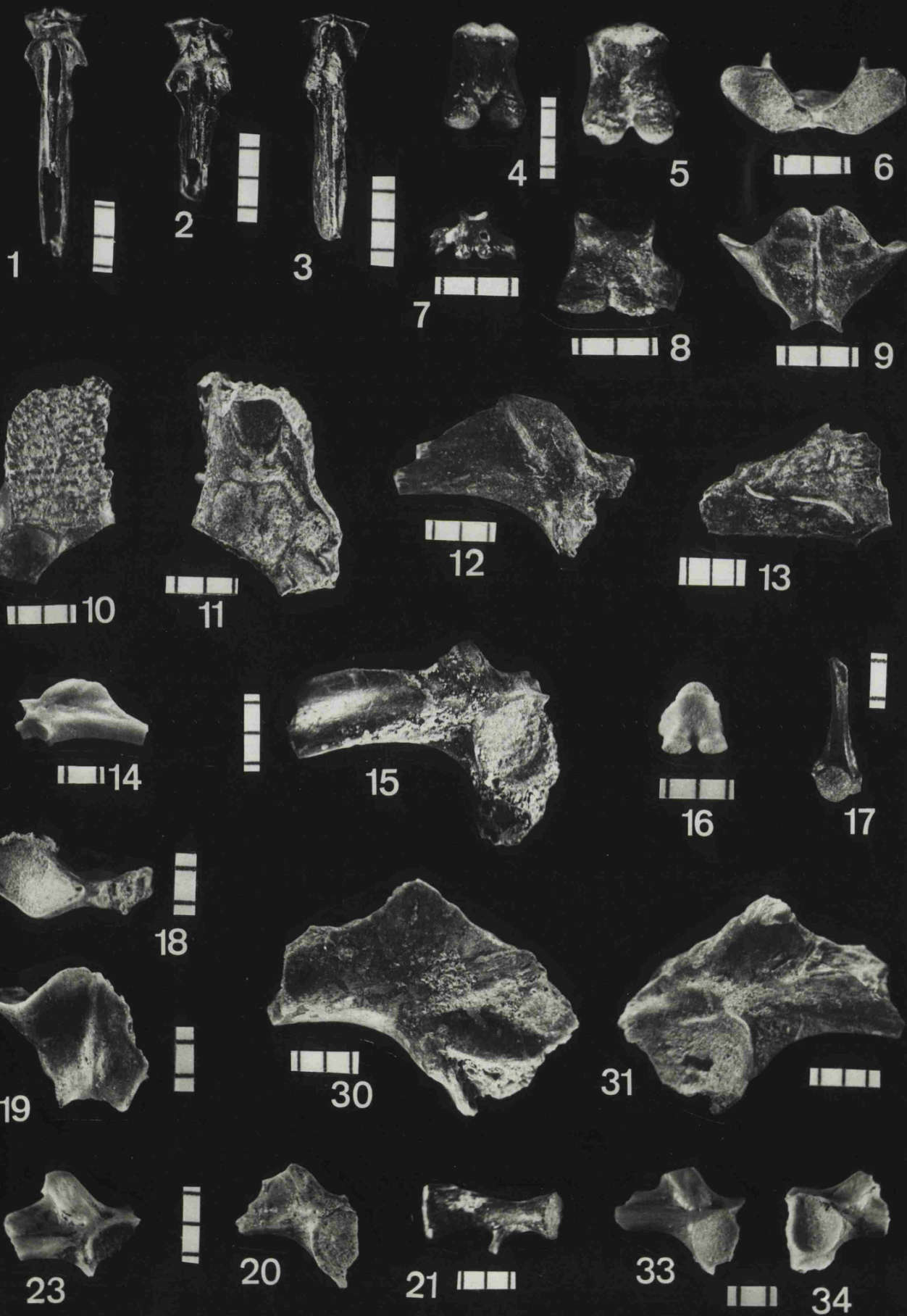


25



26

LAMINA F 15



LAMINA F 16

